Tome 40 1976. Fascicule 4

REVUE DE MYCOLOGIE

Directeur Roger HEIM Membre de l'Institut

LABORATOIRE DE CRYPTOGAMIE
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
12 rue Buffon, 75005 PARIS

Ouvrage publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique

Publication trimestrielle

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

TRAVAUX ORIGINAUX

G. MANACHERE. – Substances produites par les carpophores mûrs de *Coprinus congregatus* et régularisatrices du rythme de fructification du champignon; délais nécessaires à leur libération. 329

H. ROMAGNESI. – *Nematoloma ericaeum* (Pers. ex Fr.) Singer (nec Kühner-Romagn.) 341

J. LE BARS. – Mycoflore des fourrages secs : croissance et développement des espèces selon les conditions hydrothermiques de conservation. 347

R. BERTAULT. – *Russula Josserandii* Bertault 361

R. CAILLEUX & A. DIOP. – Recherches préliminaires sur la fructification en culture du *Pleurotus Eryngii* (Fr. ex D.C.) Quélet 365

P. LECTARD. – Mycoflore et mycoécologie des stations halophiles de Lorraine. II. Évaluation et répartition quantitative de la mycoflore 389

M. J. CHARPENTIÉ, J. POISSON & B. CAHAGNIER. – Évolution de la microflore du pois en fonction des conditions de stockage. 401

M. F. ROQUEBERT. – Données récentes sur l'ontogénie des phialospores . 417

o
o o

La Génogénose, par G. Becker. 429

Analyses bibliographiques 433

Table du Tome 40 437

Les manuscrits doivent être adressés à Madame M. F. ROQUEBERT, Laboratoire de Cryptogamie, 12 rue de Buffon, 75005 Paris.

Source : MNHN, Paris

R. 187

REVUE
DE
MYCOLOGIE

Directeur : Roger HEIM

TOME QUARANTE
1976

COMITÉ DE LECTURE

MM. BOIDIN J. (Lyon), CAILLEUX R. (Paris), GAMS W. (Baarn, Hollande), JOLY P. (Paris), MANGENOT F. (Nancy), MOUCHACCA J. (Paris), Mme NICOT J. (Paris), M. PEGLER D. N. (Kew, G. B.), Mme PERREAU J. (Paris), Mme ROQUEBERT M. F. (Paris), M. SUTTON B. C. (Kew, G. B.).

ADMINISTRATION : Mme LOCQUIN-LINARD M. et M. ZAMBETTAKIS Ch.

Copyright © 1976. *Revue de Mycologie*

Source : MNHN, Paris

Deuxième Congrès International de Mycologie

La seconde et dernière circulaire concernant le Congrès qui doit se tenir à TAMPA (Floride), du 28 août au 3 septembre 1977, a été adressée aux personnes ayant manifesté le désir d'y participer. Cette nouvelle circulaire donne le programme général du congrès, les sujets traités au cours des communications et leur mode de présentation, les possibilités de logement sur place, etc. . .

Toute personne désireuse de s'inscrire ou d'obtenir des renseignements supplémentaires peut écrire à :

Dr MELVIN S. FULLER
Secretary IMC 2
Department of Botany
University of Georgia
Athens, Ga. 30602
U.S.A.

Source : MNHN, Paris

SUBSTANCES PRODUITES PAR LES CARPOPHORES MURS DE COPRINUS CONGREGATUS ET RÉGULARISATRICE DU RYTHME DE FRUCTIFICATION DU CHAMPIGNON

Délais nécessaires à leur libération

par G. MANACHERE *

RÉSUMÉ. — Le rythme de fructification de *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr. est régularisé par une ou des substances libérées par les carpophores mûrs des volées successives. A la température de 22 °C et sous un régime photopériodique convenable, 24 heures suffisent pour que cette ou ces substances aient gagné le mycélium originel, stimulant ainsi le développement de nouveaux carpophores.

SUMMARY. — The fruiting rythm of *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr. is regularized by one more substances produced by mature carpophores of successive flushes. At the temperature of 22 °C and under a suitable photoperiodical regimen, these mature fruit-bodies release the substance (s) in the mycelium within the 24 following hours, so stimulating the development of new carpophores.

Coprinus congregatus compte parmi les quelques espèces de Basidiomycètes chez lesquelles un rythme de production de carpophores à périodes de plusieurs jours ait été observé (MANACHERE, 1966, 1968, 1970). On connaît aussi l'exemple de *Sphaerobolus stellatus*, dont le rythme est caractérisé par des périodes variant entre 10 et 14 jours (FRIEDERICHSEN et ENGEL, 1957; ALASOADURA, 1963; INGOLD et NAWAZ, 1967), celui du «champignon de couche», avec des périodes comprises entre 8 et 14 jours (COOKE et FLEGG, 1962; FLEGG, 1967) ou encore le cas de *Psilocybe mexicana* dont les levées successives de carpophores sont séparées par des délais variant de 2 à 3 semaines (HEIM et coll., 1967).

* Laboratoire de Physiologie Végétale; Laboratoire de Mycologie associé au C.N.R.S. n° 44, Université de Lyon I, 43 Bd du 11 Novembre 1918, 69621 Villeurbanne.

Source : MNHN, Paris

Au cours des années passées, nous nous sommes attaché à vérifier nos premières hypothèses relatives aux déterminismes de ces rythmes, en prenant pour modèle *Coprinus congregatus*.

C'est ainsi que, pour cette espèce, nous avons établi que les périodes du rythme, autrement dit les intervalles de temps séparant les observations de carpophores mûrs successifs produits par une même culture, sont fonction de la température : à savoir 18 jours à 10°C, 8 jours à 15°C, 6 jours à 20°C, 5 jours à 25°C, ces chiffres correspondant à des valeurs moyennes (ROBERT et MANACHERE, 1971). Le fait que le «Q_{10} de la période du rythme» soit notablement différent de 1 confirme l'indépendance du phénomène périodique étudié à l'égard d'hypothétiques régulateurs externes cycliques et, par voie de conséquence, la nécessité de rechercher les mécanismes responsables du rythme au niveau métabolique*.

Nous avons antérieurement montré que deux systèmes physiologiques pourraient intervenir dans la régularisation du rythme de fructification de *C. congregatus* (MANACHERE, 1966, 1970) :

– un «système inhibiteur» : en effet, comme dans les cas de *S. stellatus* et du «champignon de couche», l'élimination de jeunes ébauches de carpophores d'une vague de fructification conduit à l'accélération du développement des primordiums de la vague suivante; l'accélération est d'autant plus importante que les ébauches éliminées sont plus jeunes. Tout se passe donc comme si les primordiums de la vague en cours d'accomplissement exerçaient une «dominance» et empêchaient le développement de ceux de la vague suivante.

– un «système stimulateur» : l'élimination de carpophores, non plus à l'état de primordiums, mais mûrs (alias *stade 0 h*, cf. fig. 1) conduit fréquemment à un retard du développement des ébauches des vagues suivantes, voire à un arrêt de la fructification, si les prélèvements sont répétés. Tout se passe donc comme si les carpophores mûrs apportaient - ou restituaient - à la culture, une ou des substances stimulant le développement des carpophores de la vague suivante.

* Les variations des périodes du rythme en rapport avec celles de la température conduisent à estimer un coefficient thermique ou «Q_{10} de la période» par le rapport :

$$\frac{P_{T°C}}{P_{T+10°C}}$$

Nous référant à BAILLAUD (1957) et JEREBZOFF (1961), nous pouvons calculer plus précisément ce coefficient thermique, pour des différences de températures autres que de 10°C, d'après la relation :

$$\log. Q_{10} = \frac{10}{\Delta\theta} \log \frac{v'}{v}$$

où v et v' sont les «vitesses de réaction» à deux températures différant de $\Delta\theta$°C. Dans le cas des rythmes biologiques, on admet que les vitesses de réaction sont proportionnelles aux «fréquences» (inverses des «périodes»). Le Q_{10} est < 1 si la période s'accroît avec la température, égal à 1 si elle est indépendante, et > 1 si elle décroît avec des températures croissantes. En première approximation, dans le cas du rythme de fructification de *C. congregatus*, cela donne un Q_{10} d'environ 5 entre 10 et 15°C, 1,8 entre 15 et 20°C, 1,4 entre 20 et 25°C. Dans toute la gamme des températures comprises entre 10 et 15°C, le Q_{10} de la «période» du rythme apparaît donc comme supérieur à 1.

Source : MNHN, Paris

Nous avons tenté, par des expériences de divers types, de confirmer le rôle stimulateur de la fructification attribué aux appareils reproducteurs au *stade 0 h*. C'est ainsi que le fait de déposer des carpophores mûrs exogènes de *C. congregatus* à la surface de mycéliums, avant l'accomplissement de la première vague de fructification, améliore la synchronisation de celle-ci pour des cultures simultanées et augmente parallèlement le nombre d'appareils reproducteurs correspondants. . . ceci, d'ailleurs, au détriment des vagues suivantes (MANACHERE, proposé pour publication).

Dans les expériences rapportées ci-après, nous avons cherché, d'une part à vérifier si les carpophores mûrs des premières vagues de fructification exerçaient effectivement un rôle régularisateur à l'égard du rythme et, d'autre part, dans l'affirmative, tenté de préciser dans quels délais, une fois la maturité atteinte, ces carpophores apportaient - ou restituaient - une ou des substances stimulatrices de la fructification.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les cultures sont faites dans des tubes en verre ordinaire de 22 cm de longueur et 2,2 cm de diamètre. Elles sont issues chacune de la prolifération d'un fragment de thalle mycélien résultant de la confrontation de deux mycéliums d'origine monosperme et compatibles. Le substrat nutritif gélosé utilisé est notre «milieu 1» habituel (MANACHERE, 1970), à raison de 10 cm^3 par tube de culture. Ce milieu est ainsi composé : Extrait de malt «MALTEA MOSER» : 10 g; glucose pur anhydre : 10 g; L (-) asparagine : 0,65 g; hydrolysat de caséine: 0,7 g; Mg SO_4, 7 H_2O : 0,1 g; KH_2 PO_4 : 0,2 g; gélose en poudre : 12 g; eau distillée : 1000 cm^3. A l'issue d'un pré-séjour à l'obscurité d'une durée de 15 jours, faisant suite au bouturage, et destiné à assurer la meilleure synchronisation possible de la fructification des cultures simultanées, celles-ci, au nombre de 360, sont soumises pendant 31 jours à un régime photopériodique consistant en des alternances quotidiennes de 12 heures de lumière et 12 heures d'obscurité. L'éclairement au niveau des cultures est de 110 à 140 lux. Les sources lumineuses sont des tubes fluorescents «Claude», du type «Blanc Z». Pendant toute la durée de l'expérience, pré-séjour à l'obscurité inclus, la température est de 22 ± 1°C. Au début de la sixième photopériode, une minorité de cultures (60) sont porteuses de carpophores au stade de maturité (= *stade 0 h*, cf. figure 1, et définitions plus précises des divers stades de développement des carpophores par rapport au régime photopériodique, in MANACHERE, 1967). Un jour plus tard, soit donc au début de la septième photopériode, un nombre plus important de cultures (165) présentent des carpophores au *stade 0 h*, en quantité variable (de 1 à 7 carpophores, le plus souvent 2 ou 3) : seules ces dernières cultures sont utilisées pour les expériences dont les résultats sont rapportés ci-après *. Il est alors procédé à la sélection de 150 de ces cultures

* En fait, les 60 cultures ayant fructifié les premières ont été utilisées pour des expériences analogues à celles rapportées en détail ici, les séries témoin et expérimentales comportant un nombre plus restreint de cultures. Les résultats trouvés dans les deux cas concordaient.

Source : MNHN, Paris

et à leur répartition en 5 séries de 30, aussi «homogènes» que possible : les cultures présentant 2 et 3 carpophores sont réparties de manière sensiblement égale entre les 5 séries, de même que celles porteuses de plus (4 à 7) ou moins (1) de ces appareils reproducteurs; il s'ensuit que le nombre total de carpophores de la vague A est peu différent pour chaque série (de 82 à 91, cf. Tableaux 1 et 2, soit donc environ 3 carpophores par culture en moyenne).

Une des séries de cultures constituera *la série témoin* pour l'ensemble des expériences : aucune intervention n'est pratiquée sur les carpophores; les périodes du rythme sont notées, culture par culture, autrement dit le nombre de jours s'écoulant, pour chacune, entre les débuts des photopériodes où sont observés les appareils reproducteurs au *stade 0 h* des vagues de fructification successives (A-B; B-C; C-D; . . . etc. . .).

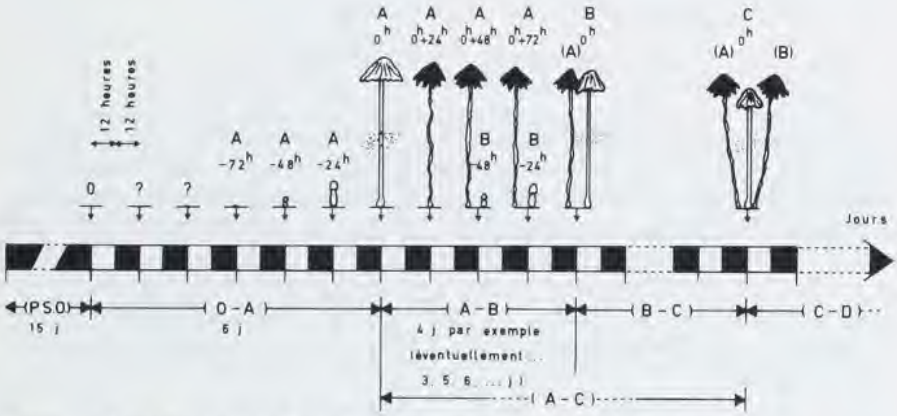


Fig. 1. — Représentation schématique de l'évolution de la fructification.

Après un pré-séjour à l'obscurité (P.S.O.) l'ensemble des cultures est soumis à un régime photopériodique (12h, 12h). — (0-A) : nombre de jours entre la fin du P.S.O. et l'observation des carpophores au *stade 0 h* de la vague de fructification A. *(stades : - 72h, - 48h, - 24h : primordiums à 72h, 48h ou 24h du stade 0 h).* (A-B), (B-C) . . . : nombre de jours entre les débuts des photopériodes où sont observés des carpophores au *stade 0h* caractérisant les vagues de fructification successives.

Les opérations suivantes sont pratiquées sur les carpophores au *stade 0 h* des vagues A et B des 4 autres séries, ou *séries expérimentales* :

— pour les 30 cultures de l'une de ces séries (cf. Tableau 1), ces appareils reproducteurs sont détachés du mycélium originel puis appliqués à la surface de celui-ci aussi complètement que possible, en évitant toutefois de léser le mycélium-support;

— pour les 3 X 30 cultures des trois autres séries (cf. Tableau 2 et figure 1) les carpophores sont détachés du mycélium originel, puis éliminés définitivement des cultures, soit au *stade 0h*, soit 24 heures après (*stade 0 h + 24 h*), soit 72

Source : MNHN, Paris

heures après (*stade 0h + 72h*) : on notera que l'élimination totale de tels carpophores est parfois problématique, certaines parties, en particulier du chapeau après autolyse, étant intimement accolées au mycélium originel; les fragments correspondants ont alors généralement été laissés «in situ» afin de ne pas détériorer ce mycélium originel.

Les périodes du rythme sont notées culture par culture et comparées, de vague en vague, à celles des cultures de la série expérimentale.

RÉSULTATS

Confirmation du rôle régularisateur du rythme assuré par les carpophores au stade 0 h (Tableau 1)

L'application des carpophores de la vague A au *stade 0h* à la surface des mycéliums originels semble conduire à une meilleure synchronisation de la vague B : pour 27 des 30 cultures de la série expérimentale, l'écart (A-B) est de 4 ou 5 jours, ces mêmes écarts n'étant observés que pour 19 des 30 cultures de la série témoin. Il apparaît en fait que cette tendance à une meilleure synchronisation pourrait être due à une accélération du développement des carpophores de la vague B, puisque la période (A-B) est supérieure ou égale à 6 jours pour 8 cultures de la série témoin, contre 3 seulement de la série expérimentale.

Les observations faites suite à l'application des carpophores de la vague B au *stade 0h* permettent de retrouver la tendance évoquée ci-dessus, celle-ci se trouvant «amplifiée» si l'on prend pour référence l'écart entre les vagues A et C : celui-ci varie de 7 à 10 jours pour 29 des 30 cultures de la série expérimentale contre 18 seulement de la série témoin.

Les relevés concernant les 2 vagues suivantes (D, E) montrent que les périodes correspondantes sont inférieures ou égales à 6 jours pour 29 des 30 cultures de la série expérimentale contre 22 (C-D) ou 20 (D-E) pour la série témoin.

De la vague D à la vague G on note encore que le nombre de cultures de la série expérimentale présentant des carpophores mûrs de chacune de ces vagues diminue moins vite que pour la série témoin : c'est ainsi que 24 cultures sur 30 présentent des carpophores de la vague F dans le premier cas contre 17 dans le second.

On peut en outre noter que, dans les délais de l'expérience, les 30 cultures de la série expérimentale ont produit 224 carpophores mûrs en plus de ceux de la vague A (donc environ 7,5 carpophores par culture) contre 176 pour la série témoin (donc environ 6 carpophores par culture).

Finalement, on retiendra que les applications des carpophores au *stade 0h* des deux premières vagues de fructification sont susceptibles d'améliorer d'environ 25% la production numérique de carpophores mûrs, ce qui confirme

Source : MNHN, Paris

Tab. 1. — Effet sur les vagues de fructification successives du prélèvement des carpophores au stade 0h des vagues A puis B, suivi de leur application à la surface du mycélium originel (pro parte selon MANACHERE, 1971, complété et modifié).

PÉRIODES DU RYTHME (= Écarts en jours entre les vagues de fructification successives)		CULTURES TÉMOINS (les carpophores des vagues A et B ne sont pas prélevés)	CULTURES EXPÉRIMENTALES (les carpophores des vagues A et B sont prélevés au stade 0h puis appliqués immédiatement à la surface du mycélium originel)
(A-B)	<4j	3	0
	4j	6	19
	5j	13	8
	6j	7	3
	7j	1	0
(B-C)	<4j	7	5
	4j	7	7
	5j	8	8
	6j	6	6
	>6j	2	0
(A-C)	<7j	2	0
	7j	4 } 18	6 } 29
	8j	2	7
	9j	7	14
	10j	5	2
	>10j	10	1
(C-D)	<4j	5	8
	4 à 6j	17	21
	>6j	5	1
(D-E)	<4j	3	6
	4 à 6j	17	23
	>6j	6	1
(E-F)	<4j	4	6
	4 à 6j	13	18
	>6j	0	0
Pas de vagues A, B, C		0	0
Pas de vague D		3	0
Pas de vague E		4	0
Pas de vague F		13	6
Pas de vague G		28	20
Pas de vague H		29	29
Nombre total de cultures par série		30	30
Nombre total de carpophores au stade 0h par série	Vague A	91 carp.	91 carp.
	Ensemble vagues B à H	176 carp.	224 carp.

Source : MNHN, Paris

Tab. 2. — Effet sur les vagues de fructification successives du prélèvement des carpophores au stade 0 h ou à des stades postérieurs.

PÉRIODES DU RYTHME (= Écarts en jours entre les vagues de fructification successives)		CULTURES TÉMOINS (les carpophores des vagues A et B ne sont pas prélevés)	CULTURES EXPÉRIMENTALES (les carpophores des vagues A et B sont éliminés, aux stades: 0 h	0h 24h	0h 72h)
(A-B)	<4j	3	0	0	2
	4j	6	3	5	3
	5j	13	7	6	11
	6j	7	9	14	8
	7j	1	4	4	5
	>7j	0	7	1	1
	4j–7j	27	23	29	27
(B-C)	<4j	7	5	5	10
	4j	7	2	5	2
	5j	8	3	5	7
	6j	6	2	5	3
	>6j	2	11	10	8
	4j–6j	21	7	15	12
(A-C)	<7j	2	0	0	2
	7j	4	2	0	2
	8j	2	1	4	5
	9j	7	2	5	2
	10j	5	1	2	4
	11j	6	3	6	4
	12j	3	1	4	2
	>12j	1	13	9	9
	7j–12j	27	10	21	19
(C-D)	<4j	5	1	6	1
	4 à 6j	17	8	16	21
	>6j	5	9	6	6
(D-E)	<4j	3	0	8	1
	4 à 6j	17	6	13	16
	>6j	6	0	3	4
(E-F)	<4j	4	0	4	2
	4 à 6j	13	3	9	9
	>6j	0	0	0	1
Pas de vagues A, B		0	0	0	0
Pas de vague C		0	7	0	0
Pas de vague D		3	12	2	2
Pas de vague E		4	24	6	9
Pas de vague F		13	27	17	18
Pas de vague G		28	30	24	26
Pas de vague H		29	30	30	30
Nombre total de cultures par série		30	30	30	30
Nombre total de carpophores au stade 0h par série	Vague A	91 carp.	91 carp.	85 carp.	82 carp.
	Ensemble vagues B à H	176 carp.	97 carp.	155 carp.	152 carp.

Source : MNHN, Paris

le rôle «stimulateur» déjà attribué antérieurement à ces appareils reproducteurs. Par voie de conséquence, on peut penser que ces applications ont également pour effet de régulariser le rythme de fructification : d'une part en allongeant la durée de la manifestation du rythme pour un plus grand nombre de cultures; d'autre part en augmentant la fréquence d'apparition de carpophores mûrs (on notera ainsi que les «périodes» supérieures à 6 jours sont beaucoup moins observées dans le cas des cultures expérimentales que dans celui des cultures témoins).

Délais nécessaires pour l'apport - ou la restitution - par les carpophores au stade 0 h, de la ou des substances régularisatrices du rythme de fructification (Tableau 2)

Les résultats rapportés ici confirment les observations antérieures quant aux conséquences de l'élimination des cultures de carpophores au *stade 0 h*. Ainsi le prélèvement des carpophores mûrs de la vague A détermine un retard de la vague B pour certaines cultures : on remarque, par exemple, que pour 11 des 30 cultures où une telle opération a été effectuée, la période (A-B) est supérieure à 6 jours, alors qu'elle est inférieure ou égale à 6 jours pour 29 des 30 cultures témoins. Le prélèvement des carpophores mûrs de la vague B aggrave encore les effets de l'élimination des appareils reproducteurs de la vague A : ainsi, on note que la période (B-C) est comprise entre 4 à 6 jours pour seulement 7 des 30 cultures où ces prélèvements ont été faits contre 21 des 30 cultures témoins ou encore que l'écart (A-C) est supérieur à 12 jours pour 13 des 30 cultures opérées contre 1 seulement des 30 cultures témoins. En fait 7 cultures sur 30 n'ont pas présenté de vague C après élimination des carpophores des vagues A et B, 24 de ces 30 cultures ne présentant pas de carpophores de la vague E, contre 4 sur 30 seulement dans le cas de la série témoin.

Enfin on relève que, finalement, la production numérique de carpophores au *stade 0 h* est sensiblement diminuée dans le cas d'élimination d'appareils reproducteurs mûrs des vagues A et B : dans les délais de l'expérience, 97 carpophores ont été produits pour ce qui concerne les vagues B à H des 30 cultures opérées (donc environ 3 carpophores par culture) contre 176 pour les 30 cultures témoins (donc environ 6 carpophores par culture).

Toutes ces données concordent et permettent de considérer comme plausible l'hypothèse de la libération, par les carpophores mûrs, de substances stimulatrices de la fructification et, par voie de conséquence, régularisant le rythme de production de carpophores de *C. congregatus*.

Le fait de maintenir pendant 24 heures les carpophores des vagues A et B à la surface des mycéliums originels, avant de les prélever et les éliminer des cultures, permet l'accomplissement d'une fructification rythmée se rapprochant davantage de celle des cultures témoins que de celle des cultures où les carpophores des vagues A et B ont été éliminés au *stade 0 h*, que l'on considère les périodes (A-B), (B-C), voire (C-D), (D-E), (E-F), les écarts (A-C), ou encore

Source : MNHN, Paris

le nombre des 30 cultures de cette série expérimentale n'ayant pas produit des carpophores des vagues de divers ordres. Ces diverses données témoignent de ce que le maintien sur le mycélium originel, pendant 24 heures après le *stade 0 h*, des carpophores des vagues A et B, suffit à assurer, dans une majorité de cas, une régularisation du rythme de fructification de *C. congregatus* tel qu'on peut l'observer dans le cas des cultures témoins où aucun prélèvement n'est effectué. Il est clair aussi que ce maintien permet de conserver l'essentiel du potentiel global de fructification des cultures. C'est ainsi que, dans les délais de l'expérience, au titre des vagues B à H, 155 carpophores ont été produits par les 30 cultures de la série dont les appareils reproducteurs des vagues A et B ont été éliminés 24 heures après leur *stade 0 h* (donc environ 5 carpophores par culture) contre 97 par les 30 cultures où les mêmes éliminations ont été pratiquées dès le *stade 0 h* (donc environ 3 carpophores par culture) et contre 176 par les 30 cultures témoins (donc environ 6 carpophores).

On notera encore que le maintien des carpophores des vagues A et B pendant 72 heures après leur *stade 0 h*, et avant leur élimination des cultures, n'apporte pas de modification sensible par rapport aux résultats obtenus dans les cas de prélèvement 24 heures après que les appareils reproducteurs des deux premières vagues aient atteint leur maturité : dans les deux cas, le rythme de fructification se déroule de manière analogue et la production globale de carpophores notée dans les délais de l'expérience, est sensiblement la même. Quelques différences peuvent être notées entre les résultats obtenus pour ces deux dernières séries expérimentales, d'une part, et pour la série témoin, d'autre part. Il apparaît que, pour certaines cultures, en nombre peu élevé, l'élimination des carpophores des vagues A et B aux *stades (0h + 24h)* ou *(0h + 72h)* pourrait perturber le phénomène de fructification et son expression rythmée, de la même façon que des prélèvements dès le *stade 0 h* : globalement, pour les deux séries expérimentales correspondantes, comparativement à la série témoin, il semble que la fréquence des vagues successives de fructification tende à être moins grande, qu'un plus grand nombre de cultures des séries correspondantes ne présentent pas de vagues de fructification de rang élevé (cf. vagues E, F) et que la production numérique de carpophores soit légèrement inférieure (pour les vagues B à H : environ 5 carpophores par culture contre environ 6 pour une culture témoin). Ces «différences» restent faibles et il est difficile de déterminer si elles sont «significatives» ou non.

CONCLUSIONS

Les expériences rapportées ci-dessus confirment le rôle «régularisateur» de la fructification de *C. congregatus*, et de son expression rythmée, exercé par les carpophores au *stade 0 h* et déjà envisagé antérieurement (MANACHERE, 1966). On a vu ainsi que le fait d'appliquer à la surface des mycéliums originels les carpophores mûrs des deux premières vagues de fructification tend, d'une part à augmenter la fréquence du rythme par diminution de la durée des «périodes» et, d'autre part, à augmenter le nombre total d'appareils reproducteurs

Source : MNHN, Paris

normaux développés ensuite.

Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse selon laquelle les carpophores de *C. congregatus*, une fois passé le stade de maturité, ou *stade 0 h*, apporteraient - ou restitueraient - au mycélium originel une ou des substances stimulatrices de la fructification.

Il semble que cet apport, ou cette restitution, soit accompli dans un délai de 24 heures après la réalisation du *stade 0 h*. En effet, si l'élimination des appareils reproducteurs au *stade 0 h* des deux premières vagues de fructification perturbe grandement le rythme de production de carpophores et amoindrit finalement le potentiel global de fructification des cultures, il n'en va pas de même quand les prélèvements sont faits 24 heures (et, à fortiori, 72 heures) après le *stade 0 h*.

Il convient maintenant de déterminer comment évoluent les constituants des carpophores de *C. congregatus* dans les 24 heures suivant le *stade 0 h, ceci* tant sur le plan qualitatif que sur le plan quantitatif. La connaissance de cette évolution permettrait peut-être de déterminer la nature de la ou des substances apportées au mycélium originel par les carpophores ayant atteint le *stade 0 h*, substances stimulatrices de la fructification et, par voie de conséquence, régularisatrice du rythme de production de carpophores.

BIBLIOGRAPHIE

ALASOADURA S.O., 1963 — Fruiting in *Sphaerobolus* with special reference to light. *Ann. Bot.* (G.B.) 27 : 123-145.

BAILLAUD L., 1957 — Recherches sur les mouvements spontanés des plantes grimpantes. Thèse Sciences, Besançon.

COOKE D. & FLEGG P.B., 1962 — The relation between yield of the cultivated mushroom and stage of maturity at picking. *J. Hort. Sci.* 37 : 167-174.

FLEGG P.B., 1967 — The effect of harvesting procedures on yield, stage of maturity at harvest and number of picking of cultivated mushrooms. *J. Hort. Sci.* 42 : 139-148.

FRIEDERICHSEN I. & ENGEL H., 1957 — Beiträge zur Kenntnis des Abschussrhythmus und des Farbsttoffs von *Sphaerobolus stellatus* (Thode) Pers. *Planta* 49 : 578-587.

HEIM R. et coll., 1967 — Nouvelles investigations sur les champignons hallucinogènes. Ed. Muséum National Histoire Naturelle, Paris.

INGOLD C.T. & NAWAZ M., 1967 — Sporophore production in *Sphaerobolus* with special reference to periodicity. *Ann. Bot.* (G.B.) 31 : 791-802.

JEREBZOFF S., 1961 — Étude de phénomènes périodiques provoqués par des facteurs physiques et chimiques chez quelques champignons. Thèse Sciences, Toulouse.

MANACHERE G., 1966 — Périodicité de la fructification de *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr. en cultures éclairées. *C. R. Acad. Sci.* (Paris) 262 : 2711-2714.

MANACHERE G., 1967 — Déroulement de la fructification de *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr. en relation avec les conditions d'éclairement. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 83 : 257-285.

Source : MNHN, Paris

MANACHERE G., 1968 – Les rythmes de reproduction sexuée chez les champignons Basidiomycètes. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 84 : 603-619.

MANACHERE G., 1970 – Recherches physiologiques sur la fructification de *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr. : action de la lumière; rythme de production de carpophores. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, Paris 11 : 1-95.

MANACHERE G., 1971 – Research on the fruiting rhythm of a Basidiomycete mushroom *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr. *J. Interdiscipl. Cycle Res.* 2 : 199-209.

MANACHERE G., proposé pour publication à *Physiol. Plantarum* (Dan.). Modifications du rythme de fructification de *Coprinus congregatus* par le dépôt de carpophores mûrs exogènes à la surface des cultures.

ROBERT J.C. & MANACHERE G., 1971 (paru 1973) – Influence de la température sur le rythme de fructification de *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr. Remarques préliminaires. *C. R. 96ème Congrès Nat. Soc. Sav., Toulouse 1971. Section Sciences* 3 : 119-129.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

NEMATOLOMA ERICAEUM (Pers. ex Fr.) Singer (nec Kühner-Romagn.)

par H. ROMAGNESI *

RÉSUMÉ. — Étude du *Nematoloma ericaeum*; comparaison avec les espèces affines et discussion sur la systématique des Géophilées.

CARACTERES MACROSCOPIQUES

Chapeau 10-40 mm, d'abord glandiforme, tronconique ou obtusément conique, puis convexe à convexe plan, à la fin complètement étalé, hygrophane, mais en général non ou très obscurément striolé, différenciant plus ou moins une partie mamelonnée obtuse, à marge d'abord un peu incurvée, régulière, puis se redressant et devenant alors un peu flexueuse-onduleuse, d'une belle couleur fauve rouillé vif (Ridgway II, 11 j, un peu plus clair que Sanford's brown), plus pâle au bord (marginelle blanche), sans aucun ton jaune, virant à l'ocre roussâtre comme un Cortinaire (R. XXIX, 17'' a) ou prenant des tons verdâtres (encore hydratée, la marge est alors brun ocracé, miel brunâtre), à cuticule lisse et brillante, d'aspect presque viscidule, glissante sous le doigt, unie, complètement nue et dépourvue de toute trace de voile à l'état sec.

Stipe 50-130 X 2,7-9 mm, fibreux-tenace, cylindrique ou parfois dilaté supérieurement, à base égale ou légèrement épaissie, souvent flexueux, fistuleux, avec le cortex résistant et l'intérieur tapissé d'une couche soyeuse blanche, paille ou pâle, se teintant plus ou moins de jaunâtre, de brun grisâtre, rayé souvent de fibrilles rousses, qui donnent parfois une impression de zigzags très vagues, d'ailleurs dans l'ensemble d'aspect moiré-ondoyant, moucheté en haut de petites masses pelucheuses paille citrin comme le fond, et avec du mycélium blanc à la base, ne conservant que très rarement une fine ligne cortinale noircie

* 10, Avenue Daumesnil, 75012 Paris.

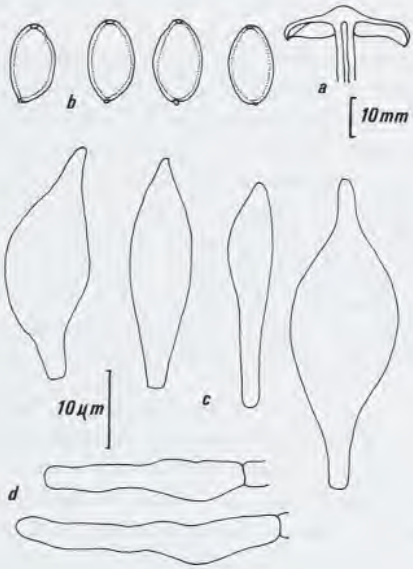
Source : MNHN, Paris

par les spores; le plus souvent, même sur des exemplaires très jeunes, il n'y a plus de trace de voile.

Quoique l'angiocarpie soit évidente (à l'état subprimordial, la partie soyeuse du stipe touche la marge du chapeau), la cortine est si légère que, lorsque la rupture s'effectue, la marginelle n'est que blanchâtre et soyeuse, et il peut arriver qu'on distingue une ligne sur le stipe, mais déjà aucun filament ne relie la marge piléique au stipe.

Chair assez épaisse sous le mamelon, mince ailleurs, blanchâtre dans le chapeau et le haut du stipe, teintée de brun roux dans la partie inférieure, et parfois de jaunâtre dans le cortex. Odeur très faible, un peu herbacée, comme chez les autres Nématolomes, et saveur à peine amarescente.

Lamelles serrées, larges de 2,5-4 mm seulement avec trois longueurs de lamellules, étroitement adnées à adnexées, parfois presque libres, linéaires ou peu ventrues, subsegmentiformes, d'abord blanc grisâtre, tout au plus faiblement imprégnées de jaunâtre ou de fauvâtre dans le fond, mais ces tons n'apparaissent guère, car la majeure partie de la lame est gris cendré, gris lilacin (comme chez *subericaeum*), et devenant dans la vieillesse d'un noir vif tout à fait frappant, d'autant plus que l'arête est pruineuse et très blanche; ne se clivant pas, un peu rayées à la fin sur les flancs.



Nematoloma ericaeum (Pers. ex Fr.), nec Kühner. — a : carpophore; b : spores; c : chrysocystides; d : poils marginaux.

Source : MNHN, Paris

CARACTERES MICROSCOPIQUES

Spores 9,2-11,5 X 5,7-6,5μm, elliptiques, lisses, à pore germinatif net, mais petit, à membrane interne bien visible et bien colorée, virant au brun olivacé dans NH_4OH.

Basides claviformes, puis subcylindracées, tétrasporiques, 23-35 X 8,5-10μm.

Chrysocystides assez rares, ventrues, atténuées en haut en un court et étroit col obtus, complètement immerses et pouvant échapper à l'observation, bleu foncé dans le Bleu C 4B, 30-40 X 7-12μm.

Poils marginaux cylindracés, parfois légèrement épaissis dans la partie inférieure, obtus, non capités, de 25 X 6-6,5μm environ.

Cuticule constituée par un épicutis d'hyphes parfaitement cylindriques, bouclées, incrustées, de 3-4μm, plus ou moins redressées, passant à un subcutis d'hyphes plus larges (6-12μm), à pigment membranaire uniforme; pas de couche d'aspect pseudoparenchymatique en profondeur.

Trame des lames régulière, à hyphes assez grêles, celles du chapeau atteignant 10-16μm, mollement emmêlées; sous-hyménium filamenteux étroit.

HABITAT

Dans l'herbe des prairies et pâturages humides souvent fréquentés par le gros bétail, mais jamais directement sur les bouses, presque toujours en terrain découvert, sur un sol plus ou moins argileux ou lourd. Saint-Sauveur-le-Vicomte (Manche), les 9 août 1970 et 30 octobre 1971; Aureilhan (Landes), les 7 et 17 novembre 1972.

OBSERVATIONS

Nous considérions jusqu'à ce jour comme l'*Agaricus ericaeus* de FRIES l'espèce que R. KUEHNER a excellement décrite en 1936 (*Bull. S. M. Fr.* 52, p. 23), caractérisée par rapport à celle qu'il nomme - d'ailleurs avec doute - *subericaeum* Fr. par les colorations sulfurines ou olivacées du chapeau et des lames, pour ne pas parler des spores qui sont très différentes chez l'une et l'autre. Ces deux espèces ont un habitat particulier qui les oppose aux autres du groupe, lignicoles ou muscicoles : les feuilles mortes pourrissantes des mares en voie d'assèchement et les fossés humides.

Il est vrai que la figure des *Icones selectae* de FRIES (T. 136, f. 1) peut faire songer à l'espèce ci-dessus décrite, mais l'auteur ne la distingue de *subericaeum* que par le port plus trapu, non par les couleurs.

Or, il ne faut utiliser les *Icones selectae* qu'avec la plus grande circonspection pour interpréter les espèces de FRIES, car celui-ci n'en a pas exécuté les aqua-

Source : MNHN, Paris

relles lui-même, et l'on relève souvent de graves contradictions entre ces figures et les textes descriptifs de la *Monographia* et des *Hymenomycetes europaei*. C'est à ces deux ouvrages qu'il convient de s'arrêter pour tenter de se faire une idée des espèces friésiennes, négligeant les ouvrages antérieurs, notamment le *Systema* (1821-32), très fâcheusement encore adopté comme point de départ de la nomenclature, alors que ce n'est qu'un médiocre essai de débutant, bourré d'erreurs et de fausses interprétations, que FRIES lui-même a d'ailleurs passé le reste de sa vie à rectifier.

Or, tant dans la *Monographia* (1867) que dans les *Hymenomycetes Europaei* (1874), l'*Agaricus ericaeus* est classé dans le sous-genre *Psilocybe*, ce qui s'explique sans peine, puisqu'il n'est pas mentionné de voile, sans quoi il l'aurait été parmi les *Hypholoma* : QUÉLET (1884) fait de même, puisqu'il le place dans ses *Geophila* sous-genre *Psilocybe*, et non dans les *Dryophila*, comme les *Hypholoma* du groupe *fasciculare*. Pour une espèce à cortine, certes, assez légère, mais cependant manifeste comme l'est l'*ericaeum* de KUEHNER, la divergence est déjà très sérieuse.

De plus, comparons les deux descriptions friésiennes de 1867 et de 1874; on y remarque quelques petites divergences : la *Monographia* reconnaît à l'*A. ericaeus* quelques traces de colorations jaunâtres (p. 430) : stipe «*flavescens*»; chapeau «. . . *siccus fulvo-luteus*». Dans les *Hymenomycetes* (p. 298), plus question de la moindre coloration jaune : le stipe n'est que «*pallido*», et le chapeau «*ferrugineo-fulvo vel locis paludosis spadiceo*». Légères différences aussi dans l'habitat : «*In campis graminosis subhumidis*» (*Monographia*) et «*In montosis ad terram locis humidis*» (*Hymenomycetes*). Mais les deux descriptions sont en accord pour le chapeau hydraté de couleur fauve rouillé, et surtout les lamelles «*e pallido nigricantes*», et «*e pallido nigris*».

En outre, FRIES signale dans la *Monographia* qu'il existe une variété «*minor*», à chapeau «*spadiceus*», venant dans les endroits «*limosis*» qui correspondrait à l'*Agaricus dichrous nitidus* Pers. (*Synopsis* p. 413). Dans les *Hymenomycetes*, cette variété est plus intimement englobée dans la description du type, puisqu'elle n'est visée que par un seul petit membre de phrase : «*Pileo ferrugineo-fulvo vel locis paludosis spadiceo*». Peut-être la disparition de toute notation de teinte jaune ne s'explique-t-elle que parce que celle-ci ne concernerait que la variété et non le type, mais il est impossible de l'affirmer : la différence essentielle est certainement pour FRIES la couleur plus sombre du chapeau.

Il s'ensuit à l'évidence que l'espèce que nous venons de décrire ci-dessus ne peut être autre chose que l'*Agaricus ericaeus* typique de FRIES, dont les textes s'appliquent indiscutablement à une espèce pratiquement sans voile et à lames non jaunâtres, devenant même dans la vieillesse franchement noires, puisque les mots exprimant cette couleur exceptionnellement sombre sont soulignés dans les deux ouvrages considérés. De plus, l'habitat indiqué dans la *Monographia* est strictement conforme, de même que le stipe «*flavescens*»; celui qu'indiquent les *Hymenomycetes* ne contredit d'ailleurs pas le premier, il est seulement plus vague, plus général, ce qui, là encore, peut se comprendre,

Source : MNHN, Paris

FRIES y ayant fusionné le type et la variété.

Dans ces conditions, que faire du *Nematoloma ericaeum* de KUEHNER et des auteurs postérieurs? Est-ce le *dichrous nitidus* Pers. au sens de FRIES? C'est bien possible, mais assurément non démontré et probablement non démontrable.

LANGE a d'ailleurs repris le nom de *dichrous* pour deux formes dépourvues, selon ses figures comme selon son texte, de colorations jaunes (T. 149, A et B), dont l'une au moins est sûrement le *N. subericaeum* Fr., ss. KUEHNER (fig. B). Et c'est même probablement aussi le *dichrous* de PERSOON lui-même, puisqu'il n'est pas question à la p. 431 du *Synopsis* de telles colorations.

Nous partageons donc l'avis d'ORTON (*Tr. Br. myc. Soc.*, T. 43, 2 : 273) qui donne au champignon de KUEHNER le nouveau nom d'*ericaeoides* Orton. Mais nous doutons que l'*Hypholoma ericaeum* de RICKEN soit celui de FRIES : certes, la description de RICKEN convient parfaitement : mais elle paraît tellement inspirée de celle de FRIES, pour ne pas dire en majeure partie copiée sur elle, qu'on peut avoir des doutes sur son originalité; les spores sont données comme mesurant 12-14 X 8-9 µm, donc beaucoup trop grandes pour notre plante. Ces grandes spores la rapprochent sans doute d'*udum* (d'après MOSER, les spores de ce dernier qui se distinguerait cependant macroscopiquement par le stipe brun, mesurent 12-19 X 6-8 µm). Nous ne croyons pas connaître cette espèce; si elle est vraiment distincte d'*udum*, il conviendrait probablement de lui donner un nom nouveau (*H. Rickenii* Romagn.).

Diagnose latine :

Pileo 20-50 mm, ex ochraceo fulvo, sicco a margine sulfureo olivaceove, saepe circum striato-pellucido in senectute. Stipite 35-100 X 1,5-4 mm, albido vel pallide sulfurino, deorsum fulvido vel brunneo, fibrilloso, radicellis albis vel lutescentibus in inferiore parte hirto. Cortina levi, manifesta, sed fugaci. Lamellis primum pallide luteis, ex olivaceis stramineis vel pallide sulfurinis, usque ad senectutem olivaceis sub pulvere purpuracea sporarum. Sporis 9,5-12,5 X (5,5)-6,2-7 µm, ellipsoideis, manifeste vivis violaceis, tunica crassa, poro germinativo parvo. Chrysocystidiis permultis, 8,5-13 µm latis. Pilis marginalibus cylindratis vel paulum inferne incrassatis. Cute filamentosa. – In foliis putridis lacunarum ac fossarum. Typus : Herb. ROMAGNESI, Mus. Nat. d'Hist. Nat. Paris. Yerres (Yv.), 16.VII.1936.

Le *Nematoloma ericaeum* (Pers. ex Fr.) Singer pose, à un autre point de vue, un problème de taxinomie, celui de la limitation et de la définition des taxa supraspécifiques dans la tribu si naturelle des Géophilées.

SINGER (Agaricales in modern taxonomy, 1962) y a fondé les distinctions génériques (outre les caractères traditionnels tirés de la présence ou l'absence d'anneau et de cortine), sur la nature des cystides et la structure de la zone hypodermique du revêtement du chapeau. Ainsi, le gros des espèces du groupe est réparti en trois genres principaux : l'un sans chrysocystides, *Psilocybe*, les

Source : MNHN, Paris

deux autres, *Stropharia* et *Nematoloma* qui peuvent en présenter (très fréquemment, mais il y a des exceptions), le premier se distinguant du second par l'hypoderme filamenteux et non pseudoparenchymatique. Ce changement de critère a amené SINGER à transférer dans les *Nematoloma* le *Stropharia squamosa* (section *Stropholoma*).

Or, notre *N. ericaeum* n'ayant pas d'hypoderme pseudoparenchymatique, on serait conduit à imiter les anciens auteurs et à le maintenir dans le genre *Psilocybe*. Malheureusement, il présente des chrysocystides très typiques, alors que, selon SINGER, les *Psilocybe* n'en possèdent pas. Il faudrait alors fabriquer un genre spécial pour l'*ericaeum à hypoderme non pseudoparenchymatique* et à chrysocystides. Nul ne peut y songer, car tous les autres caractères de ce champignon ne permettent pas de l'éloigner des autres *Nematoloma* hygrophanes, et ses affinités avec *dispersum* notamment sont hors de discussion.

Nous estimons donc qu'il ne faut pas tenir un trop grand compte chez les Géophilées de la structure de la zone hypodermique du revêtement (1), et qu'il n'y a pas de raison pour modifier la conception traditionnelle de leurs genres ou sous-genres, les nouveaux caractères utilisés, microscopiques, ne valant pas plus que les anciens, ni par conséquent pour retirer une espèce aussi clairement annelée que *squamosa* des *Stropharia*, où elle retrouvera sa voisine *semiglobata*. Il vaut mieux, d'un autre côté, abandonnant ici la tradition ancienne, verser certains des *Psilocybe* de FRIES et de QUÉLET dans les *Nematoloma*, ce qui n'est d'ailleurs pas modifier les concepts qu'ils avaient de ces genres, puisqu'elles présentent bel et bien une cortine, même si ce voile est à peine visible chez *ericaeum*; sa ténuité même explique qu'il soit passé inaperçu des anciens auteurs, mais sa présence n'en garde pas moins toute sa valeur taxinomique.

(1) On trouvera confirmation de cette idée dans les Tricholomes, où les espèces du groupe *argyraceum* ont un hypoderme filamenteux, alors que la plupart de celles du groupe *terreum* l'ont pseudoparenchymatique. Il en est de même pour les *Hebeloma*, où cette structure est très fréquente, mais non générale.

Source : MNHN, Paris

MYCOFLORE DES FOURRAGES SECS : CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT DES ESPECES SELON LES CONDITIONS HYDROTHERMIQUES DE CONSERVATION

par J. LE BARS *

RÉSUMÉ. — Pour une espèce fongique, l'importance est définie comme le produit du «taux d'occupation» d'un lot de fourrage par la fréquence de cette espèce estimée sur un grand nombre d'échantillons. Pour estimer ce taux d'occupation, 36 échantillons de foins sont équilibrés et conservés à 6 humidités relatives différentes et 2 températures, pendant 7 mois; une note est attribuée à chaque espèce fongique. Environ la moitié des espèces précédemment inventoriées ont pu se développer dans au moins une de ces conditions. La prédominance d'une espèce et son mode de développement sont fonction tout d'abord de la disponibilité en eau, puis de la température et enfin de la nature du fourrage. Par rapport à des études effectuées sur des espèces pures, ces observations sur des substrats polycontaminés font apparaître une différence essentielle : l'optimum de la croissance des espèces est abaissée vers les humidités relatives inférieures. Compte tenu de la variabilité des conditions régnant au sein des lots de foins dans les conditions naturelles, *A. repens*, *A. versicolor* et le *Scopulariopsis brevicaulis* apparaissent être, dans l'ensemble des foins apparemment sains, les espèces prédominantes. Le cas des foins macroscopiquement moisis est évoqué et l'intérêt toxicologique de telles études est discuté.

SUMMARY. — 36 samples of newly harvested forages (lucerne, graminaceous, and mixed plants) are aseptically ground and everyone divided in 12 subsamples in Petri dishes; their moisture content was equilibrated with 65, 70, 75, 80, 85, 90% relative humidity (R. H.); then they were stored in these conditions at 20 and 30°C for 7 months and periodically examined: for each fungal species on a subsample, in a fixed hydrothermic condition, a mark (from 0 to 10) is given; the «**invasion rate**» for one species is the mean value of the marks obtained on subsamples of a forage kind (Fig. 1); the «**importance**» of this species (fig. 2) is defined as the product of its **invasion rate** by the **frequency** of this species estimated from a great number of samples (LE BARS & ESCOULA, 1973).

About half of the species previously described are able to grow in at less one hydrothermic condition. The predominance of a species and its development form are dependent, in decreasing order, on the R. H., the temperature and the forage nature. The higher temperature results in lower minimal R. H. for a biological event. Lucerne hays are more easily invaded than graminaceous ones, specially in low R. H. conditions; but the sporulation is more active on the last ones.

* Station de Pharmacologie Toxicologie, INRA, 180 chemin de Tournefeuille, 31300 Toulouse.

REVUE DE MYCOLOGIE, TOME 40 (1976).

Source : MNHN, Paris

In comparison with studies on pure species, these observations on naturally polycontaminated forages show the main following differences : the minimal and particularly the optimal R.H. for a fungal species growth are lowered. In natural conditions, the relative importance of main storage fungal species is essentially dependant on hydrothermic values, which are very variable; nevertheless, one may think that, for «good hays» on the whole, *A. repens, A. versicolor*, and *Scopulariopsis brevicaulis* are ecologically important; then are *W. ichthyophaga, A. ruber , A. amstelodami*, and *A. chevalieri* var. *intermedius*. The case of macroscopically molded hays and the toxicological interest of such studies are discussed.

INTRODUCTION

Une étude systématique de la mycoflore des fourrages secs apparemment sains, après 3 à 9 mois de conservation, nous avait permis d'isoler 56 espèces appartenant à 19 genres; mais seulement le quart des espèces se retrouvait avec une relative abondance dans plus de 5% des échantillons (LE BARS & ESCOULA, 1973). Nous en avions conclu qu'il convenait d'examiner les possibilités réelles de croissance dans ces substrats en fonction des paramètres physicochimiques de l'environnement et de préciser l'importance de ces espèces.

Nous donnerons à la notion d'importance la dimension d'une quantité, c'est à dire la résultante du produit d'un facteur intensif par un facteur extensif; le premier terme de cette proposition correspond à l'intensité avec laquelle une espèce fongique se manifeste sur les fourrages et le second la fréquence avec laquelle cette espèce est isolée de ces mêmes substrats. Ayant déjà une estimation de la fréquence, il nous reste à définir le caractère intensif.

Or, la croissance des Micromycètes dans les denrées peu hydratées dépend principalement de l'humidité relative, de la température, de la nature du substrat et de l'environnement biologique (SNOW et al., 1944; SCOTT, 1957; PELHATE, 1968).

Nous nous sommes donc proposé d'évaluer les possibilités de croissance des espèces fongiques se trouvant spontanément sur des lots de fourrages en fonction des conditions hydro-thermiques de conservation. Puis, à l'aide de ces échantillons, nous discuterons de l'importance relative des principales espèces de stockage.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Préparation des lots de fourrage

36 échantillons de fourrages secs (12 de Luzerne, 10 de Graminées, 14 de mélanges d'espèces végétales) ont été broyés à sec aseptiquement afin d'éviter les contaminations croisées; chacun d'entre eux a été homogénéisé et réparti stérilement, à raison de 3 grammes par boîte, dans 12 boîtes de Pétri munies d'ergots

Source : MNHN, Paris

afin de faciliter les échanges gazeux; puis ils ont été humidifiés par diffusion de vapeur d'eau à partir de solutions d'acide sulfurique de densité déterminée (SOLOMON, 1951), sous vide partiel. Leur teneur en eau a été équilibrée à des humidités relatives de 65, 70, 75, 80, 85 et 90%; l'équilibre est obtenu en 7 à 9 jours. Les boîtes sont alors symétriquement disposées autour d'une solution d'acide sulfurique correspondant à l'humidité relative recherchée dans une enceinte étanche, elle-même placée soit à 30°C soit à 20°C. La densité des solutions d'acide est contrôlée mensuellement au cours des sept mois d'observation.

2. Observations

Périodiquement les boîtes de Pétri sont observées à l'aide d'une loupe binoculaire afin de détecter les thalles des champignons dès qu'ils ont une certaine extension. Ces thalles sont repérés sur la boîte afin de pouvoir les retrouver ultérieurement; leur étendue, leur densité et leur stade de développement sont notés; puis plusieurs fragments sont transférés sur des milieux de culture gélosés afin de permettre l'identification : milieu de Czapek, milieu pomme de terre-glucose, milieu à l'extrait de malt et ce même milieu hypersalé (MOREAU et al., 1964).

3. Expression des résultats

Compte tenu de ces observations, une note de 0 à 10 exprimée par la formule T^e_{hti} est attribuée à chaque espèce fongique pour une humidité relative, une température et un échantillon de fourrage donnés *.

Nous appellons «taux d'occupation» du fourrage considéré, le rapport de la somme des notes attribuées à chaque échantillon, au nombre d'échantillons où la moisissure a été mise en évidence dans au moins une des conditions d'incubation : T^e_{htl} pour la Luzerne, T^e_{htg} pour les Graminées.

Le «taux moyen d'occupation des fourrages» sera exprimé par le rapport des sommes de toutes les notes attribuées pour différents types de fourrages au nombre total d'échantillons où cette moisissure a été observée.

Pour h et t constants et pour une espèce donnée e, «le taux d'occupation d'un type de fourrage», par exemple de le Luzerne, l, se calcule de la manière suivante :

$$T^e_{htl} = \frac{\sum_{o}^{n_e} {}_1 \; T^e_{ht,i}}{n_{e,1}}$$

*e : espèce fongique; h: humidité relative; t: température; i: échantillon de fourrage; fourrage : - l: Luzerne, - g: Graminées, - v: mélange d'espèces végétales, - m: moyenne; ne: nombre d'échantillons d'un type de fourrage où l'espèce e a manifesté sa croissance dans au moins une des conditions de température et d'humidité.

Source : MNHN, Paris

et le « taux moyen d'occupation des fourrages » est :

$$T^e_{htm} = \frac{\sum_{o}^{n_e}{}_{1}\, T^e_{ht,i} + \sum_{o}^{n_e}{}_{g}\, T^e_{ht,i} + \sum_{o}^{n_e}{}_{v}\, T^e_{ht,i}}{n_{e,1} + n_{e,g} + n_{e,v}}$$

Quant à l'importance d'une espèce fongique, nous la calculerons de la façon suivante : $I^e = T^e . F^e$ où T^e est le taux d'occupation d'un fourrage par l'espèce e dans des conditions hydrothermiques définies et F^e la fréquence d'isolement de cette espèce estimée à partir d'un grand nombre d'échantillons (LE BARS & ESCOULA, 1973).

Il est bien entendu que ces valeurs chiffrées n'ont pas de signification absolue, du fait de l'emploi d'une échelle de notation arbitraire. Elles n'ont pour but que de permettre d'obtenir des éléments de comparaison quant au pouvoir d'envahissement des fourrages par les principales espèces fongiques (cf. Discussion I).

RÉSULTATS

1. Espèces fongiques se développant sur les fourrages secs et leur fréquence.

Les espèces hébergées par les fourrages ayant pu croître sur ces substrats dans au moins une des conditions de température et d'hygrométrie de l'essai sont les suivantes, dans l'ordre décroissant de leur fréquence (pourcentage des échantillons comportant cette espèce) :

- *Aspergillus repens* De Bary (94 %)
- *A. versicolor* (Vuill.) Tiraboschi (81 %)
- *Scopulariopsis brevicaulis* (Sacc.) Bainier (80 %)
- *Wallemia ichthyophaga* Johan-Olson (36 %)
- *Microascus desmosporus* (Lechmere) Curzi (33 %)
- *Aspergillus chevalieri* var. *intermedius* Thom et Raper (30 %)
- *A. amstelodami* (Mangin) Thom et Church (27 %)
- *A. ruber* (Konig, Spieck. et Brem.) Thom et Church (25 %)
- *A. ochraceus* Wilhelm (22 %)
- *Rhizopus stolonifer* (Ehr. ex Fr.) Linder (19 %)
- *A. restrictus* Smith (14 %)
- *A. candidus* Link, *A. niger* Van Tieghem, *Absidia corymbifera* (Cohn) Sacc. et Trotter (8 %)

Dans ces conditions expérimentales, d'autres espèces plus rares se sont manifestées; ce sont : *Aspergillus granulosus* Raper et Thom, *A. raperi* Stolk, *A.*

Source : MNHN, Paris

flavus Link, et *A. flavus* var. *columnaris*, *A. fumigatus* Fres., *Penicillium brevicompactum* Dierckx, *P. roqueforti* Thom, *P. puberulum* Bainier, *P. cyclopium* Westl., *Scopulariopsis candida* (Gueguen) Vuill., *Sc. fusca* Zach, *Cladosporium cladosporioides* (Fres.) De Vries.

2. Influence de l'humidité relative

L'ensemble des résultats concernant les 10 espèces ayant manifesté le plus fort taux d'occupation sur les lots de fourrages est représenté sur la figure 1.

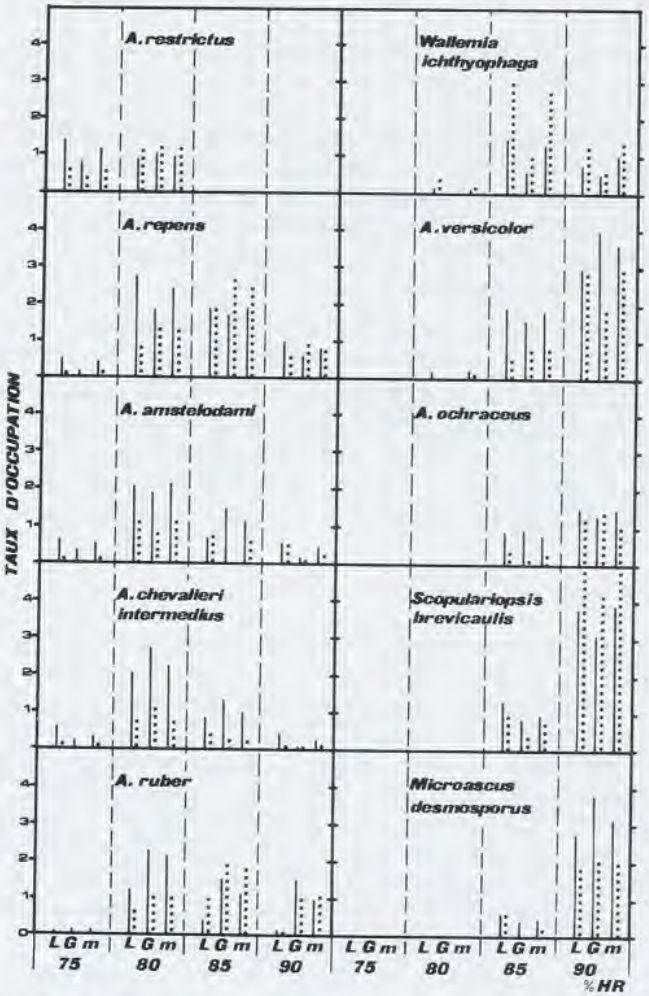


Fig. 1. — Taux d'occupation des fourrages secs par les principales espèces fongiques en fonction de l'humidité relative à l'équilibre (H. R. E.), de la température (20°C : . . .; 30°C : ——) et de la nature du fourrage. — L : Luzerne; G : Graminées; m : moyenne (Luzerne, Graminées, mélanges d'espèces végétales).

Source : MNHN, Paris

On peut classer ces espèces selon l'humidité relative (H. R.) la plus favorable à leur développement, en tenant compte, comme second critère, de la variation de leur taux d'occupation en fonction des conditions hydriques, c'est à dire selon leur plus ou moins grande dépendance vis à vis d'une humidité relative donnée sur les fourrages naturellement contaminés :

– *Aspergillus restrictus*	75 % H. R.
– *A. chevalieri* var. *intermedius, A. amstelodami*	80 % H. R.
– *A. repens, A. ruber*	80 % à 30°C 85 % à 20°C
– *Wallemia ichthyophaga*	85 % à 20°C 90 % à 30°C
– *A. versicolor*	90 %
– *A. ochraceus, Scopulariopsis brevicaulis, Microascus desmosporus*	H. R. supérieure à 90 %

Pour une espèce fongique donnée, ce paramètre a une grande influence sur la morphologie et le développement, cette influence étant modulée par la température; ainsi, les *Aspergillus* du groupe *glaucus* se présentent sous la forme d'un thalle arachnéeux très lâche à 75% H. R., les cleistothèces et les hyphes rousses prédominent à 85% à 20°C, tandis que la sporulation est intense de part et d'autre de ces dernières conditions.

Quantitativement, plus l'humidité relative est élevée, plus l'envahissement global par les moisissures est important; cet accroissement du taux d'occupation est caractérisé plus par une augmentation de la «densité» du thalle que par la surface occupée. Les espèces essentielles sont : à 75% *A. restrictus*, à 80% *A. repens* puis les autres espèces du groupe *A. glaucus*, à 85% *A. repens, W. ichthyophaga, A. versicolor* et *A. ruber*, à 90% le *Scopulariopsis brevicaulis, A. versicolor* et *Microascus desmosporus*.

3. Influence de la température

Qualitativement, pour la plupart des espèces, la température de 30°C, comparativement à 20°C, déplace l'optimum de l'extension d'une espèce vers les humidités relatives inférieures; toutefois on peut remarquer que c'est l'inverse pour *W. ichthyophaga* et *S. brevicaulis*. Quant à l'influence de ce paramètre sur les différentes formes de développement, elle est en général très nette, mais son action dépend essentiellement de l'humidité relative : pour les *Aspergillus* du groupe *glaucus*, la plus forte densité de cleistothèces est observée à 85% H. R. à 20°C, leur nombre étant bien moindre à 30°C tant en valeur absolue que comparativement à la conidiogénèse; par contre à 80% H. R., ils sont beaucoup plus abondants à 30°C qu'à 20°C. Chez la plupart des espèces, la sporulation commence à une humidité relative plus faible à 30° qu'à 20°C; ainsi, à 75% H. R., les *Aspergillus* du groupe *glaucus* se présentent à 20°C sous l'aspect d'un enchevêtrement très lâche et diffus d'hyphes hyalines et ténues, la sporulation ne se manifestant qu'à 30°C. Pour *Microascus desmosporus*, à 90% H. R., la formation de périthèces peut être très abondante à 30°C, tandis qu'elle

Source : MNHN, Paris

est très faible ou nulle à 20°C.

Quantitativement, une température de 30°C favorise globalement l'envahissement par les moisissures; cette influence est d'autant plus nette que l'humidité relative est proche de la valeur limite permettant la croissance des différentes espèces. Celles qui sont le plus favorisées par la température de 30°C, les autres facteurs étant constants, sont : *A. chevalieri* var. *intermedius*, *A. amstelodami*, *A. versicolor* et *M. desmosporus*. Par contre, *W. ichthyophaga*, *S. brevicaulis* et *A. ruber* se sont mieux révélés à 20°C.

4. Influence de la nature des fourrages

Dans l'ensemble, les humidités relatives minimales et optimales pour la croissance des espèces fongiques sont plus faibles pour la Luzerne que pour les Graminées. L'influence de l'humidité relative sur le développement des espèces est elle aussi modulée par la nature du substrat; ceci apparaît particulièrement net sur les *Aspergillus* du groupe *glaucus* : la conidiogénèse et la formation des cleistothèces apparaissent à des humidités relatives plus faibles sur la Luzerne; par contre, l'intensité de la sporulation et l'abondance des cleistothèces sont plus élevées sur les Graminées. Il en est de même pour l'*A. versicolor* et l'*A. ochraceus* pour lesquels le thalle se présente souvent sous l'aspect de touffes serrées d'hyphes hyalines sur la Luzerne tandis que la forme sporulée est relativement plus florissante sur les Graminées.

Quantitativement, le taux d'occupation des espèces est plus élevé sur les lots de Luzerne que sur les Graminées; toutefois certaines espèces manifestent une préférence pour ces dernières : *A. chevalieri* var. *intermedius*, *A. ruber*, *A. versicolor* et *M. desmosporus*. Quant aux lots de mélange d'espèces fourragères, ils se rapprochent en général du type de fourrage donnant le maximum de réponse.

DISCUSSION

1. Mode d'appréciation de la croissance

Le mode d'appréciation de la croissance des espèces fongiques sur les substrats peu hydratés polycontaminés est un problème important, à la fois théorique et pratique, pour lequel aucune solution entièrement satisfaisante n'a encore pu être apportée. On fait appel habituellement au nombre d'éléments revivifiables par unité de poids du substrat; ce critère reflète surtout l'intensité de la sporulation et, partant, le potentiel infectieux essentiellement. La méthode «d'ULSTER» (MUSKETT et MALONE, 1941) consiste à déterminer avant et parfois après désinfection superficielle le «taux de pollution» (PELHATE, 1967), c'est à dire le pourcentage d'éléments individualisés (grains par exemple) contaminés par telle ou telle espèce; elle permet de définir, d'une part, la dispersion de l'agent au sein de la population de graines étudiées, ce qui peut cons-

Source : MNHN, Paris

tituer une estimation du risque encouru dans le cas où les conditions d'environnement seraient compatibles avec le développement de cette espèce fongique, et, d'autre part, le pourcentage de grains réellement atteints par cette espèce, sans toutefois préciser le degré de cette atteinte. Ces deux critères ont leur signification propre et sont complémentaires; ils sont tous deux mesurables et peuvent donc être théoriquement objectifs.

Les fourrages secs constituant un substrat hétérogène, on ne pourrait donc faire appel qu'à la concentration en éléments revivifiables. Or, ce critère convient mal pour le but que nous nous sommes fixé; en effet, pour une espèce donnée, selon que le thalle se présente essentiellement ou sous forme mycélienne ou sporulante ou ascosporée, dont l'importance relative dépend étroitement des conditions physico-chimiques du milieu, une appréciation de la «croissance» par les techniques de numération donne des résultats dont les différences sont hors de proportion avec l'importance correspondante du thalle; en outre, la comparaison entre des espèces ayant des taux de sporulation très différents devient délicate (MOREAU et al., 1966). C'est pourquoi, malgré le caractère arbitraire d'une échelle de notation, il nous a paru plus réaliste d'opter pour une appréciation sous forme d'une note, à l'image de l'estimation d'une lésion en pathologie végétale ou animale.

Enfin, nous avons tenu compte du taux d'occupation maximale des espèces, y compris celles qui régressent ultérieurement; leur intérêt subsiste en effet, dans la mesure où elles peuvent élaborer des métabolites toxiques.

2. Espèces se développant sur les fourrages et leur fréquence

Après hydratation ménagée et incubation dans les conditions hydrothermiques définies, on retrouve toutes les espèces les plus fréquentes (LE BARS & ESCOULA, 1973), mais le nombre d'espèces isolées est moindre que celui précédemment décrit; la raison essentielle réside dans le fait que ne figurent ici que les espèces ayant la possibilité de croître sur ces substrats, dans des conditions d'humidité relative à l'équilibre, inférieure ou égale à 90%. Étant donné que nous avions isolé, en relative abondance dans certains fourrages, des espèces ne pouvant croître dans ces conditions (*Epicoccum nigrum, Mucor racemosus*, . . .), cela revient à dire que, dans les foins, il arrive que l'humidité relative puisse dépasser, au moins localement ou transitoirement, cette valeur de 90%.

Le classement des espèces selon leur fréquence demeure le même; mais les valeurs de ces fréquences sont supérieures à celles décrites précédemment. On peut certes invoquer la moins bonne représentativité de l'échantillonnage; mais, en accord avec les travaux de PELHATE (1967) sur l'intérêt de l'humidification ménagée des caryopses de blé, la raison essentielle réside principalement dans le fait que chaque groupe écologique de la mycoflore a pu, pour chaque échantillon, se révéler au mieux, compte tenu de la diversité des conditions qui lui était offerte. Le facteur d'amplification de la fréquence est le plus important, par ordre décroissant, pour le *Microascus desmosporus*, l'*Aspergillus ochra-*

Source : MNHN, Paris

ceus, le *Scopulariopsis brevicaulis*; sous réserve de la représentativité de l'échantillonnage, on peut en déduire que, dans la pratique, les conditions hydrothermiques de conservation sont moins souvent favorables au développement de ces espèces qu'elles ne le sont pour les autres espèces fréquentes, ayant généralement un caractère de xérotolérance ou de xérophilie plus marqué. Quant à l'*Aspergillus restrictus*, sa fréquence fut probablement sous-estimée du fait des difficultés de son isolement à partir d'une flore complexe, même sur des milieux à pression osmotique élevée (CHRISTENSEN & QASEM, 1962).

3. Influence de l'humidité relative

Sans entrer dans le détail du classement des espèces dans une échelle de xérophilie ou de xérotolérance, classement qui d'ailleurs varie légèrement selon le critère utilisé (PELHATE, 1968), on peut considérer que l'ensemble des résultats concorde avec les études effectuées sur des espèces pures et avec d'autres substrats (SNOW, 1949; PELHATE, 1968; AYERST, 1969). Bien que le dispositif expérimental ne soit pas suffisamment précis pour l'étude des conditions hydriques minimales pour la croissance des différentes moisissures, on peut noter, en particulier pour les espèces peu xérophiles, un déplacement de ces conditions limites vers des valeurs inférieures; ainsi, il a été possible d'observer ici une croissance effective de l'*A. versicolor* sur la Luzerne à 80% H. R.; or ce n'est pas le cas quand cette espèce est ensemencée seule sur le même substrat et conservée dans le même dispositif expérimental (LE BARS, 1976); on pourrait expliquer cette apparente distorsion de la manière suivante : l'eau produite par les espèces xérophiles du fait de leur métabolisme, actif dans ces conditions, n'est pas instantanément absorbée par la solution d'acide sulfurique; il en résulte un gradient d'humidité relative, les plus fortes valeurs se situant au niveau du fourrage et pouvant être suffisantes pour permettre la croissance d'espèces plus exigeantes en eau. Parmi les nombreux phénomènes intervenant dans les conditions naturelles, la libération d'eau par les espèces xérophiles, permettant la croissance d'espèces qui n'auraient pu d'elles-mêmes se développer dans les conditions initiales, est un facteur déterminant de l'évolution de la mycoflore.

En outre, l'optimum de la croissance d'une espèce en mélange est, par rapport à des cultures pures (PELHATE, 1968; AYERST, 1969) déplacé vers les humidités relatives inférieures; ceci n'est que la résultante des multiples interactions entre les espèces, notamment :

– d'une part, la compétition pour le substrat qui est d'autant plus grande que le nombre d'espèces actives augmente, c'est à dire au fur et à mesure que l'humidité relative croît;

– d'autre part, la dominance de certaines espèces par rapport à d'autres qui est modulée par les conditions physico-chimiques.

Ce dernier point se confirme d'ailleurs in vitro : si l'on cultive *Asp. repens* sur des milieux de pression osmotique croissante, en mélange avec *Asp. ochraceus* et *Asp. versicolor*, espèces moins osmophiles, (les caractères de xérophilie

Source : MNHN, Paris

et d'osmophilie allant sensiblement de pair), on constate qu'en dessous d'un seuil de pression osmotique correspondant à une humidité relative de 85%, *Asp. repens* est nettement dominé par les deux autres espèces et tend à disparaitre. Cependant, en culture pure, sa croissance est encore supérieure à celle observée pour des pressions osmotiques plus élevées (humidité relative inférieure à 85%).

4. Influence de la température

L'examen des résultats concernant l'effet de la température fait apparaître de nombreuses interactions principalement avec l'humidité relative. C'est pourquoi, il est parfois difficile de comparer ces observations à celles effectuées sur des espèces pures avec des milieux de culture de laboratoire. Ainsi, si ces résultats sont en accord avec les travaux de MORTON & SMITH (1963) en ce qui concerne l'influence de la température sur la vitesse de croissance de *S. brevicaulis* et *M. desmosporus*, celle-ci étant relativement favorisée à 30°C, ce n'est plus le cas pour la formation des périthèces par cette dernière espèce : en effet, cette forme est sur les fourrages beaucoup plus importante, à 30°C qu'à 20°C, alors que, sur les milieux de culture habituels, elle s'exprime mieux à 20°C. Malgré ces interférences, on peut dire, d'une part, que dans l'ensemble une température de 30°C favorise nettement la croissance et le développement des espèces fongiques des fourrages, et ceci d'autant plus que l'humidité relative est faible; d'autre part une telle température déplace l'optimum du taux d'occupation de ces espèces vers les humidités relatives inférieures. Tout se passe comme si un accroissement de la température avait pour résultat une diminution de l'humidité relative minimale nécessaire pour l'apparition d'un phénomène donné. On pourrait interpréter ceci à la lumière des conclusions de DRAPRON & GUILBOT (1962) lors de leurs travaux sur les réactions enzymatiques en milieu peu hydraté : une élévation de température accroît la mobilité des constituants du milieu et l'efficacité de l'eau disponible.

5. Influence du substrat

Le fait que, dans l'ensemble, la Luzerne se prête mieux que les Graminées à la croissance des moisissures, notamment pour les humidités relatives subotimales, est à rapprocher des observations de SNOW (1944) qui signalait déjà que les fractions fines d'herbes séchées et broyées, contenant davantage de protéines que les fractions grossières, sont plus rapidement moisies que ces dernières pour les faibles humidités relatives. D'autre part, c'est à partir des foins de Luzerne que l'on isole en moyenne davantage d'espèces principales (LE BARS, ESCOULA, 1973). Ces constatations permettent d'envisager deux hypothèses à propos de la disponibilité en eau, en tant que facteur limitant : ou bien l'humidité relative à l'équilibre (ou l'activité en eau) constitue effectivement le paramètre essentiel, son influence étant seulement modulée par la composition en éléments nutritifs, ou bien le véritable paramètre est l'«eau solvante» telle qu'elle fut définie par GUILBOT & LINDENBERG (1960).

Source : MNHN, Paris

Le fait que, pour une même humidité relative, la proportion d'eau solvante est plus importante dans la Luzerne que dans les Graminées (LE BARS, 1976 a) est un argument en faveur de la seconde hypothèse.

D'autre part, si l'on se réfère aux études effectuées sur des milieux définis (TURIAN, 1966; HAWKER, 1966), la plus grande teneur en glucides des Graminées pourrait être considérée comme un des facteurs principaux favorisant l'intensité de la sporulation sur ce type de substrat.

CONCLUSION : IMPORTANCE DES ESPECES FONGIQUES DANS LES FOURRAGES

Nous avons vu que le taux d'occupation dépend pour beaucoup des conditions physico-chimiques de l'environnement, tout spécialement de l'humidité relative et de la température; en conséquence, pour estimer l'importance, il conviendrait de se baser sur les conditions effectivement réalisées dans la nature; or ceci est pratiquement impossible, du moins avec une précision suffisante, car nous sommes en présence d'un complexe écologique où aucun paramètre ne demeure constant. Tout d'abord, pour un même lot de fourrage, il règne une grande hétérogénéité des conditions physico-chimiques, à la fois dans l'espace et dans le temps; ainsi, pour les «bons foins», il se produit dès le début un échauffement modéré, provoquant par la suite un séchage complémentaire; d'autre part, si l'on considère différents lots, il y a une multiplication des facteurs de variation : stade végétatif de la plante, niveau d'activité des enzymes des cellules végétales au moment de la mise en conservation, disponibilité en eau et en oxygène, concentration en gaz carbonique, . . . Toutefois, on peut distinguer, après une période de deux mois, d'une part des «foins moisis», avec une nette prédominance d'Actinomycètes, de bactéries (*Bacillus* sp.), de Levures, accompagnés de Micromycètes thermophiles, et, d'autre part, des «bons foins» qui, après la période d'échauffement et de séchage, présentent les caractéristiques écologiques des denrées peu hydratées. Pour ces derniers, on peut estimer que la fréquence des espèces fongiques établie à partir d'un grand nombre d'échantillons (LE BARS & ESCOULA, 1973), de provenances diverses, constitue une approche des conditions naturelles et permet de moduler l'importance respective des différentes espèces, qu'elles soient transitoires ou non.

Nous avons représenté sur la figure 2 l'importance relative des principales espèces fongiques, telle que nous l'avons définie plus haut, selon les conditions de température et d'humidité relative. Compte tenu des remarques précédentes, on peut considérer que, pour l'ensemble des «bons foins», l'*Aspergillus repens*, l'*A. versicolor*, et le *Scopulariopsis brevicaulis* constituent des espèces statistiquement importantes; puis viennent le *Wallemia ichthyophaga* et l'*A. ruber*, et enfin l'*A. amstelodami* et l'*A. chevalieri* var. *intermedius*.

Source : MNHN, Paris

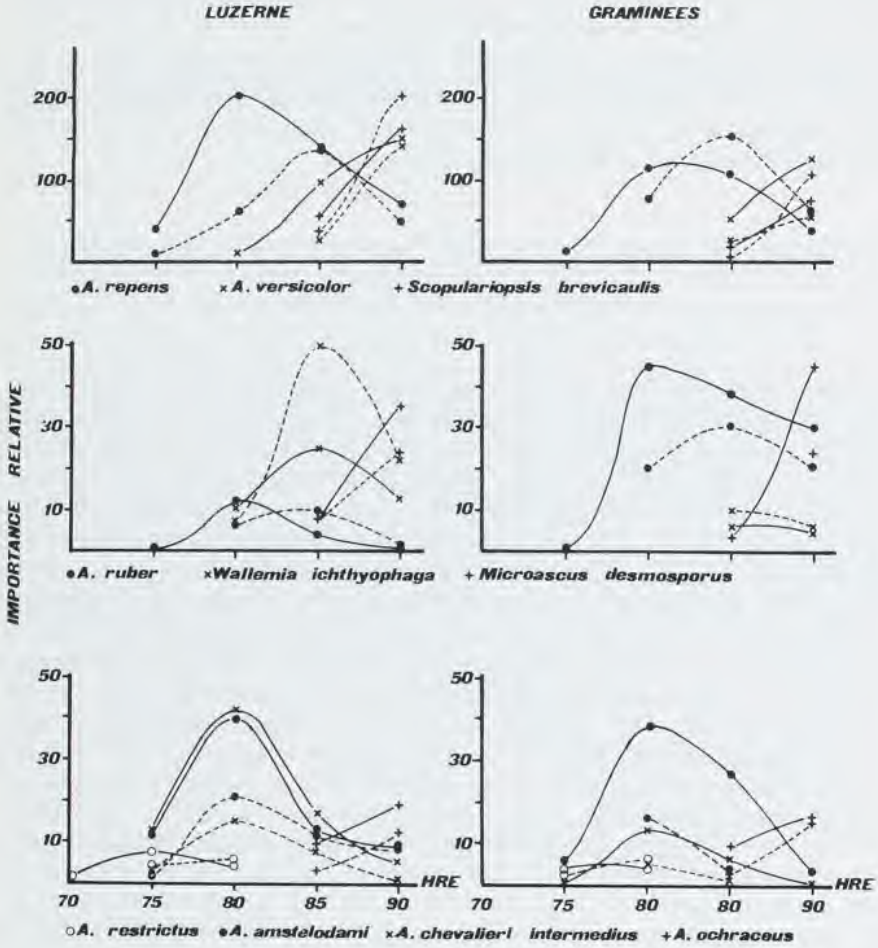


Fig. 2. — Importance des principales espèces fongiques sur les fourrages en conservation selon les conditions de température (30°C : —— ; 20°C : . . .) et l'humidité relative à l'équilibre (H.R.E.).

Source : MNHN, Paris

Bien que ne figurant pas dans ce tableau général, il ne faut pas sous-estimer le rôle essentiel joué par des espèces telles que l'*A. restrictus*, très xérophile, rarement abondant, dans l'initiation du processus évolutif de la mycoflore. Par ailleurs, d'un point de vue toxicologique, il faut signaler que, à côté de cet aspect habituel, il existe parfois des fourrages très fortement contaminés par d'autres Micromycètes : *Aspergillus ochraceus, A. niger, A. fumigatus, Rhizopus stolonifer, Stachybotrys atra.* (LE BARS, 1976 b).

Outre la perte de matière et les modifications de la valeur nutritionnelle résultant de la croissance de ces espèces fongiques, il conviendrait d'effectuer des investigations sur les possibilités d'imprégnation des fourrages par d'éventuelles substances toxiques. De telles études écologiques permettent d'orienter ces recherches : ainsi, par exemple, le taux d'occupation de l'*Aspergillus ochraceus* est beaucoup plus fort à 30°C qu'à 20°C, principalement pour des humidités relatives voisines de 85%, conditions se trouvant réalisées assez fréquemment dans les fourrages; d'autre part, la biogénèse de l'ochratoxine A et de l'acide pénicillique par cette espèce a lieu préférentiellement aux environs de 25-30°C et de 15-20°C respectivement (TRENK et al., 1971; CIEGLER, 1972); on peut donc s'attendre à ce que la présence de l'ochratoxine A due à cette espèce fongique soit nettement plus probable dans les fourrages que celle de l'acide pénicillique.

Enfin, compte tenu de son importance, l'*Aspergillus versicolor* mérite une attention particulière, étant donné qu'il peut élaborer, entre autres métabolites, de la stérigmatocystine (BULLOCK et al., 1962), toxine cancérigène (PURCHASE et VAN DER WATT, 1968 et 1970); encore faut-il que les souches isolées des fourrages soient toxinogènes et que ce type de substrat se prête à la biogénèse de ce métabolite.

Travail réalisé avec la collaboration technique de Geneviève HENRY.

BIBLIOGRAPHIE

AYERST G., 1969 — The effects of moisture and temperature on growth and spore germination in some fungi. *J. stored Prod. Res.*, 5 : 127-141.

BULLOCK E., ROBERTS J.C., UNDERWOOD J.G., 1962 — Studies in mycological chemistry. XI. The structure of isosterigmatocystin and an amended structure for sterigmatocystin. *J. chem. soc.* 4179-4183.

CHRISTENSEN C.M., QASEM S.A., 1962 — Detection of *Aspergillus restrictus* in stored grain. *Cereal. chem.* 39 : 68-71.

CIEGLER A., 1972 — Bioproduction of ochratoxin A and penicillic acid by members of the *Aspergillus ochraceus* group. *Can. J. Microbiol.* 18 : 631-636.

Source : MNHN, Paris

DRAPRON R., GUILBOT A., 1962 — Contribution à l'étude des réactions enzymatiques dans les milieux biologiques peu hydratés : la dégradation de l'amidon par les amylases en fonction de l'activité de l'eau et de la température. *Ann. Technol. agric.* 11 : 275-371.

GUILBOT A., LINDENBERG A. B., 1960 — Eau non-solvante et eau de sorption de la cellule de levure. *Biochim. Biophys. Acta* 39 : 389-397.

HAWKER L. E., 1966 — Environmental influences on reproduction, in AINSWORTH et SUSSMAN, *The Fungi*, Academic Press, N. Y. et Londres, T. 2 : chap. 14.

LE BARS J., 1976 a — Bioproduction of sterigmatocystin by *Aspergillus versicolor* (Vuill.) Tiraboschi in harvested forages. International Union of Pure and Applied Chemistry, III - Symposium on mycotoxins in Foodstuffs, Paris, 16-18 sept. 1976.

LE BARS J., 1976 b — About an outbreak of stachybotryotoxicosis. International Union of Pure and Applied Chemistry, III Symposium on Mycotoxins in Foodstuffs, Paris, 16-18 sept. 1976.

LE BARS J., ESCOULA L., 1973 — Mycoflore des fourrages secs - I - Inventaire et fréquence des espèces - *Ann. Rech. Vétér.* 4 : 273-282.

MOREAU Cl., MOREAU M., PELHATE J., 1964 — Choix de milieux sélectifs pour l'analyse des mycoflores osmophiles. *Bull. Soc. myc. Fr.* 80 : 234-246.

MOREAU M., PERESSE M., PELHATE J., 1966 — Étude sur la sporulation de quelques moisissures des grains. *Rev. de Mycol.* 31 : 225-232.

MORTON F. J., SMITH G., 1963 — The genera *Scopulariopsis* Bainier, *Microascus* Zukal, and *Doratomyces* Corda. *Mycological Papers* 86.

MUSKETT A. E., MALONE J. P., 1941 — The Ulster method for the examination of flax seed for the presence of seed-borne parasites. *Ann. Appl. Biol.* 28 : 8-13.

PELHATE J., 1967 — Inventaire de la mycoflore des blés de conservation. *Bull. Soc. mycol. Fr.* 84 : 127-143.

PELHATE J., 1968 — Recherche des besoins en eau chez quelques moisissures des grains. *Mycopathol. Mycol. applicata* 36 : 117-128.

PURCHASE I. F. H., VAN DER WATT J. J., 1968 — Carcinogenicity of sterigmatocystin. *Fd Cosmet. Toxicol.* 6 : 555-556.

PURCHASE I. F. H., VAN DER WATT J. J., 1970 — Carcinogenicity of sterigmatocystin. *Fd. Cosmet. Toxicol.* 8 : 289-295.

SCOTT W. J., 1957 — Water relations of food spoilage microorganisms. *Adv. Food Res.* 7 : 83-127.

SNOW D., CRICHTON M. H. G., WRIGHT N. C., 1944 — Mould deterioration of feedingstuffs in relation to humidity of storage. Part I. The growth of moulds at low humidity. *Ann. Appl. Biol.* 31 : 102-111.

SNOW D., 1949 — The germination of mould spores at controlled humidities. *Ann. Appl. Biol.* 36 : 1-13.

SOLOMON M. E., 1951 — Control of humidity with potassium hydroxide, sulphuric acid, on other solutions. *Bull. Entomol. Res.* 42 : 543-554.

TRENK H. L., BUTZ M. E., CHU F. S., 1971 — Production of ochratoxins in different cereal products by *Aspergillus ochraceus*. *Appl. Microbiol.* 21 : 1032-1035.

TURIAN G., 1966 — Morphogenesis in Ascomycetes. In AINSWORTH et SUSSMAN, *The Fungi*, Academic Press, N. Y. et Londres, T. 2, chap. 11.

Source : MNHN, Paris

RUSSULA JOSSERANDII BERTAULT

par R. BERTAULT *

RÉSUMÉ. — Description d'une espèce nouvelle de Russule : *Russula Josserandii*, rencontrée en Afrique du Nord parmi les aiguilles de Pin.

Depuis 1955, nous connaissons à Tanger une Russule du groupe des *Foetentinae* que nous avons d'abord prise pour *Russula grata* Britz., avec laquelle elle présente beaucoup d'affinités.

Ayant soumis une de nos récoltes à M. H. ROMAGNESI, celui-ci (*in litt.* 18. XI.1956) nous signala que notre collègue et ami G. MALENÇON lui avait envoyé sous le N° 2553 un champignon identique, récolté le 6 novembre 1953 dans le Moyen Atlas (Tioumliline) et différent de *R. grata*.

Nous retrouvons cette Russule à chaque automne, parmi les aiguilles de *Pinus pinea* du Jbel Kbir près de Tanger et l'avons revue dans tout le Tangérois (Cap Malabata, Cherf-el-Akab), toujours sous les Pins, ces derniers pouvant être les Pins d'Alep (*Pinus halepensis*). Cette extension s'accompagne depuis peu d'une telle prolifération des carpophores qu'au cours de l'automne 1972, l'espèce a éliminé de leur station primitive la plupart des autres *Foetentinae*, notamment *R. grata* et *R. subfoetens*, que l'on rencontrait régulièrement dans le même biotope.

Sur le terrain, la confusion avec ces deux espèces est facile : même aspect, même teinte, mêmes dimensions, avec une légère différence dans la marge piléique, en général moins longuement striée chez notre Russule.

Ce dernier caractère est malheureusement inconstant et si, dans la majorité des cas, la marge est lisse chez le jeune, courtement cannelée chez l'adulte, cannelée-tuberculeuse avec l'âge, on trouve des individus à bords déjà striés lorsque le chapeau est encore globuleux.

* 32, Place du Grand Socco, Tanger, Maroc.

Source : MNHN, Paris

Reste alors une seule différence, l'odeur, que nous avons mis longtemps à définir, jusqu'au jour où la présence fortuite d'une personne particulièrement douée nous permit de l'analyser avec certitude. C'est d'abord un parfum agréable, bien différent de celui de *R. grata* ou de *R. subfoetens*, que l'on peut comparer à celui du beurre bien frais, le beurre de ferme de notre enfance, tel qu'il sort de la baratte. Peu à peu, ce parfum fait place à une odeur plus fortement butyracée, de beurre salé, de beurre rance, pour évoluer en un rien de désagréable, de subfétide qui rejoint celle de *subfoetens* et *grata* avec lesquelles il est alors facile de confondre notre champignon.

Il est donc indispensable, pour être en mesure de nommer avec certitude une récolte sur le terrain, d'examiner plusieurs jeunes carpophores afin de s'assurer de l'absence réelle de cannelures à la marge piléique, et de rechercher chez eux l'odeur encore intacte de beurre frais qui caractérise l'espèce.

Chez l'individu âgé, où ces caractères ont évolué, il est nécessaire de recourir à l'examen microscopique des spores.

DESCRIPTION

Chapeau d'abord globuleux, de 40-60 mm de diamètre, épais, ferme, à revêtement peu séparable, très visqueux, blanc crème dans l'ensemble mais envahi par une teinte brun-roux qui gagne rapidement la périphérie, à peu près lisse sur les bords aussi longtemps que ces derniers restent pâles; peu à peu hémisphérique et coloré de roux, la marge alors courtement et confusément cannelée-tuberculeuse; chez l'adulte, le chapeau s'étale et devient plus ou moins déprimé jusqu'à cupulaire dans la vieillesse, avec la marge atténuée, aiguë à subaiguë, plus ou moins longuement striée, peu visqueux, vite sec, brun-roux ocré assez chaud au centre (SÉGUY, 191), plus pâle et ocracé en périphérie (SÉGUY 337, 338) avec, çà et là, quelques taches plus sombres (SÉGUY 176).

Stipe confluent, 50-80-90-(120) × 20-35 mm, ferme, farci puis caverneux, à cortex dur; cylindracé, un peu resserré sous les lames, la base brièvement atténuée ou tronquée; blanchâtre, mat, lisse ou vaguement ridulé, glabre au sommet, ailleurs rayé ou ponctué de méchules qui se lavent de roux et lui communiquent un aspect sale.

Lames moyennement serrées à serrées, larges de 8-10 mm, fourchues, un peu aiguës chez le jeune, blanc crème, vite maculées de brun par l'humide, surtout vers l'arête qui est concolore, un peu farineuse sous la loupe, puis plus ou moins crénelée.

Sporée crème pâle : II a selon l'échelle des couleurs de sporées (ROMAGNESI, 1967).

Chair ferme, cassante, dure et blanchâtre dans le chapeau où elle est plus ou moins lavée de roux, médulleuse dans le stipe et brune à partir de la base où l'on note parfois - mais pas toujours - une étroite zone jaune citron dans le cortex; odeur faible, butyracée, d'abord agréable puis nauséeuse avec l'âge; saveur douce puis âcre-piquante.

Source : MNHN, Paris

NaOH = 0; Phénol = 0; SO_4Fe = 0 ou à peine rose; Gaïac = faiblement positif.

Cheilocystides banales, obtuses ou atténuées, larges de 5-9μm. Basides 4-spores : 35-50 X 6,5-10μm, plus stérigmates de 5-6μm de haut. Spores hyalines, ovoïdes-ellipsoïdes : 8,5-9,5 X 6,5-7,5μm, piquetées de fortes verrues atteignant 0,5-(1)μm de haut, souvent isolées mais aussi parfois réunies çà et là par de fins connectifs, très rarement confluant en crêtes. Revêtement piléique d'hyphes couchées, puis mollement redressées en surface dans un épicutis gélifié où l'on distingue quelques poils cylindracés ou un peu atténués, obtus, larges de 3--3,5μm. Quelques dermatocystides larges de 5,5μm, non grisonnantes dans la sulfovanilline. Laticifères présents.

Russula Josserandii: Trois spores de la récolte N° 12.344 du 1.XII.1972.

Dans sa magistrale Monographie du genre *Russula* (1967), H. ROMAGNESI mentionne notre champignon qu'il réunit provisoirement à celui du Moyen Atlas en figurant deux spores, dont l'une de la récolte de G. MALENÇON (N° 244), l'autre d'un de nos spécimens de Tanger (N° 245). Ces figures sont assez dissemblables et, après 17 années d'observations accumulées, l'aspect d'ensemble de l'une à l'autre nous paraît quelque peu différent. Il suffit de lire soigneusement la description de la page 342 (l. c.) pour constater certains écarts entre nos propres notes et celles de G.M., ces dernières étant mises entre guillemets.

Ainsi, le champignon de l'Atlas est «jaune roux un peu éteint au centre», alors que le nôtre est d'un ton plutôt assez chaud, maculé de brun. Nous n'avons pas vu de stipe «gros, un peu évasé sous les lames»; l'odeur chlorée, évanescente, laissant un relent fruité-subvireux» n'est pas celle de notre Russule. Enfin, les réactions chimiques sont nettement distinctes, notamment celle du Gaïac, positive pour nos exemplaires et nulle pour ceux de G.M., celle de NaOH sans tons roux vif sur les carpophores tangérois, et celle de SO_4Fe provoquant une coloration faible mais différente tout de même.

Ces arguments seraient déjà suffisants si les caractère sporaux n'étaient pas distincts, eux aussi. Dans nos échantillons, nous n'avons jamais, ou très rarement observé de spores «zébrées-subréticulées, cristulées à crêtes assez épaisses», puisque celles de notre espèce sont presque constamment piquetées de verrues isolées, reliées parfois par de fins connexifs. Il suffit de comparer les dessins N° 244 et 245 de H. ROMAGNESI pour s'en convaincre.

De cette discussion, il résulte que, si notre *Russula Josserandii* s'éloigne du champignon de G. MALENÇON, elle s'écarte tout autant de *R. grata*, aux

Source : MNHN, Paris

spores plus finement ornementées, pour s'approcher, par voie de conséquence, de *R. subfoetens*. Mêmes cannelures peu marquées de la marge piléique, cuticule assez vite sèche, jaunissement - quoique inconstant - du cortex du stipe, et surtout spores de même type et de dimensions comparables.

Fort heureusement, l'odeur est déterminante, bien que ce caractère soit inutilisable chez les exemplaires âgés. Il faut donc recourir à l'action de NaOH sur la chair qui devient jaune d'or chez *subfoetens* et reste immuable chez notre espèce.

En résumé, lorsqu'on se trouve en présence d'une Russule du groupe des *Foetentinae* qui oscille entre *R. subfoetens* et *R. grata*, il faut d'abord l'examiner avec la plus grande attention sur le plan olfactif, à moins qu'il ne s'agisse d'un carpophore très adulte. L'action de NaOH sur la chair, si elle est nettement positive, désignera à coup sûr *R. subfoetens*, la teinte crème pâle de la sporée éliminera *R. grata*, tandis que l'examen des spores viendra confirmer le diagnostic.

Nous ne saurions conclure sans adresser nos sincères remerciements à notre ami M. H. ROMAGNESI qui a bien voulu attirer l'attention sur cette Russule, peut-être endémique, mais «possible» dans le bassin méditerranéen et qui serait à rechercher en France méridionale.

Diagnose latine :

Pileo 60-100 mm lato, firmo, e globuloso hemisphaerico, postremo applanato, aetate plus minusve depresso, margine elastica applanata, attenuata, laevi, dein breve tuberculoso-striata; cute adnata, versus marginem separibili, e viscoso sicca, nitente, in centro rufo-brunneo-ochracea, alibi clariore, glabra, laevi. Stipite 50-80-90- (120) X 20-35 mm, mox cavo, cylindraceo, aequali vel basi subattenuato, albo, surdo, laevi, sub lente subtiliter virgato punctatove, deorsum rufescente. Lamellis mediocre vel valde confertis, 8-10 mm latis, ad stipitem attenuatis furcatisque, antice breve rotundatis, albocremeis, acie concolori paululo farinosa, aetate rufo punctata. Carne firma, fragili, albida, in pileo dilute rufo tincta, in cortice stipitis versus basim interdum citrina, odore butyraceo grato, aetate foetido, sapore e dulci acri.

Cheilocystidiis obtusis attenuatisve, 5-8µm latis. Basidiis 4-sporis : 35-50 X 6,5-10µm, sterigmatibus 5-6µm altis exclusis. Sporis ovoideo-ellipsoideis : 8,5-9,5 X 6,5-7,5µm fortibus verrucis 0,5-(1)µm altis, saepius singularibus, interdum passim confluentibus, punctatis. Cute pilei ex hyphis stratosis, sursum resurrectis in epicute gelatinosa, cum pilis cylindraceis 3-3,5µm latis intermixtis, constante. Dermatocystidiis 5,5 µm latis.

Hab. – Sub tegmine Pinorum, prope Tanger (Cherf-el-Akab, Malabata, Jbel Kbir), Mauritania, autumno.

Typus in Herb. G. MALENÇON, N° RB 11.776.

Source : MNHN, Paris

RECHERCHES PRÉLIMINAIRES SUR LA FRUCTIFICATION EN CULTURE DU PLEUROTUS ERYNGII (Fr. ex D. C.) QUÉLET

par R. CAILLEUX et A. DIOP *

RÉSUMÉ. — Étroitement inféodé aux racines mortes de l'*Eryngium campestre* dans la nature, le *Pleurotus Eryngii* est capable de fructifier, en laboratoire, sur des milieux naturels et en conditions semi-stériles. Une étude préliminaire de l'influence des facteurs de l'environnement sur sa fructification révèle une assez grande tolérance à l'égard de la température; les carpophores se montrent sensibles à un excès de CO_2; la lumière leur est indispensable et provoque des tropismes particuliers selon les modalités de son application.

Entité servant depuis longtemps à définir spécifiquement un ensemble de formes qui ont en commun la particularité de pousser exclusivement sur les souches mortes de différentes Ombellifères, le *Pleurotus Eryngii* (Fr. ex D.C.) Quélet est, pour sa part, étroitement inféodé à celles de l'*Eryngium campestre* à qui il doit ses noms vernaculaires les plus courants : Pleurote du Panicaut, Oreille ou Champignon du Panicaut, Oreille de chardon, Panicaut, Panicaou, parmi une longue liste où on trouve encore celui d'Argouane (COSTANTIN 1923, b; 1926, a).

Ses deux sous-espèces, ou variétés selon les auteurs, se signalent par leur habitat nettement différent. La sous-espèce *Ferulae* Lanzi, connue des Romains et citée par Pline l'Ancien, se récolte sur les souches des grandes Ombellifères des genres *Ferula, Eleoselinum, Opopanax* et *Prangos* du bassin méditerranéen. La sous-espèce *nebrodensis* Inzenga, qui vient le plus souvent sur les souches du *Laserpitium latifolium*, parfois des *L. siler* et *gallicum*, de la zone alpine européenne, a été signalée sur celles du *Diplotaenia cachrydifolia* dans les montagnes du sud de l'Iran (HEIM, 1960).

Nous nous limiterons ici au seul *P. Eryngii* sensu stricto, le champignon de l'*E. campestre*, pour revenir plus tard sur ses sous-espèces, également obtenues

* Laboratoire de Cryptogamie, M.N.H.N., 12 rue de Buffon, 75005 Paris. — L. A. N° 257, (C.N.R.S.).

Source : MNHN, Paris

et étudiées en cultures, dont la position systématique mérite quelques éclaircissements.

Suivant son hôte naturel, le *P. Eryngii* vient dans les lieux dégagés, clairs, souvent arides. En France, s'il est signalé un peu partout, ses préférences vont au littoral méditerranéen, à la basse vallée du Rhône, aux Causses et à leur bordure, au Sud-Ouest et à l'Ouest (Périgord, Quercy, Poitou, Vendée), au Cotentin, stations d'où il tend souvent à disparaître aujourd'hui devant les entreprises humaines qui détruisent son support privilégié. Plutôt automnale, sa poussée peut se maintenir durant les hivers doux et même, exceptionnellement, jusqu'au printemps et au début de l'été, selon les conditions climatiques.

Comestible délicat, reconnu comme tel par les auteurs anciens et modernes, il est toujours très recherché dans les régions où il apparaît régulièrement, mais il semble avoir disparu des marchés où il était autrefois abondamment représenté, notamment ceux de La Rochelle, Bourges, Perpignan (BERNARD, 1890), Libourne (PERROT, 1902) et Poitiers (BREBINAUD, 1922).

Dans son *Botanicon Monspeliense*, paru en 1676, MAGNOL est le premier à signaler clairement que le *Fungus Eryngii*, notre *Pleurotus*, se développe uniquement sur les racines de l'*E. campestre*. MICHELI (1729), qui s'est aussi intéressé de près à l'Oreille de Chardon, en donne une figure où ses attaches avec la racine du Panicaut apparaissent très nettement. Depuis, tous les descripteurs se sont efforcés de bien mettre en évidence, comme un caractère déterminant, l'habitat particulier du *P. Eryngii* et il est compréhensible qu'une relation aussi étroite l'ait parfois fait considérer comme un parasite. A propos de la sous-espèce *nebrodensis* d'abord, de l'espèce *Eryngii* ensuite, COSTANTIN (1921; 1923 a, b; 1925 a, c; 1926 a) défend longuement cette hypothèse, en s'appuyant sur ses observations dans la nature et sur des séries d'expériences culturales, pour aboutir à la conclusion d'une «maladie légère» et d'un «parasitisme occulte». OFFNER et HEIM (1924, 1925) ne partagent pas cette opinion et ne voient dans l'infection des racines d'Ombellifères, par la sous-espèce *nebrodensis*, qu'un simple saprophytisme ou un parasitisme de blessure. Point de vue apparemment confirmé par les expériences de LUTZ (1925, a et b), qui démontrent qu'un lavage préalable à l'eau est nécessaire pour obtenir une croissance luxuriante du mycélium de *P. Eryngii* sur les racines d'*E. campestre* stérilisées et l'incitent à conclure «à la présence de substances antagonistes dans les racines vivantes, lesquelles doivent disparaître pour permettre au champignon de s'installer».

En mettant à exécution «l'idée» de RICHON et ROZE (1888) pour qui: «Il semble même qu'il y aurait quelque intérêt à en essayer la culture dans les parties arides ou incultes des régions qu'il préfère, et où se plairait sa plante nourricière, le Chardon-Roland ou Panicaut», COSTANTIN (1925 b; 1926 a, b) est le premier à avoir effectué une tentative de culture du *P. Eryngii*. Procédant par inoculation de mycélium produit en culture axénique à des souches d'*E. campestre*, il est parvenu à en obtenir la fructification, mais uniquement dans la nature et sans que ses recherches aient eu la suite souhaitée. Il faut

Source : MNHN, Paris

ensuite attendre VESSEY (1971), l'initiateur de la culture commerciale du *Pleurotus ostreatus*, pour disposer de la description d'un véritable procédé cultural devant permettre la domestication du *P. Eryngii*, procédé qui n'a cependant pas connu le succès, en dépit de l'intérêt que lui ont accordé d'autres chercheurs (ZADRAZIL et SCHNEDEREIT, 1972; LABORDE et DELMAS, 1974, entre autres).

Dès 1972, dans le cadre d'un programme de recherches orienté vers l'étude de la fructification de champignons comestibles et compte tenu du petit nombre d'espèces susceptibles de se prêter à une expérimentation de laboratoire, nous nous nous sommes également attachés au *P. Eryngii*, dans l'espoir qu'il nous fournirait un sujet intéressant.

Les formules culturales employées, choisies en raison de certaines exigences de ce champignon et des possibilités pratiques mises à notre disposition, nous ont conduit à quelques observations préliminaires sur la morphogénèse des carpophores. Reprises et développées, elles seront complétées selon l'évolution des recherches en cours.

CULTURE EN CONDITIONS STÉRILES

Réalisée dès 1923 par COSTANTIN, pour les besoins de ses essais, l'obtention du mycélium de *P. Eryngii* en culture axénique n'offre aucune difficulté particulière. Cotonneux, blanc, plus ou moins exhubérant selon les souches, il a une croissance généralement vigoureuse sur milieu de maltéa Moser à 2%, gélosé, en tubes à essais. Capable de proliférer entre 5 et 35°C, son optimum de croissance se situe au voisinage de 25°C.

A la faveur de ses recherches sur la spécificité de ce champignon à l'égard de son support naturel, LUTZ, (1925, a, b) avait observé des fructifications sur des fragments délavés de racines d'Ombellifères, mais leur croissance restait très limitée ou aboutissait parfois à des formes tératologiques (LUTZ, 1925, c).

Sur le milieu de maltéa Moser à 2%, en tubes à essais, certaines de nos souches parviennent à former des primordiums et de très petits carpophores mais, comme dans les cultures de LUTZ, ceux-ci avortent généralement au stade de la différentiation des premières lames.

Soupçonnant l'influence de facteurs autres que le milieu ou les dimensions des récipients de culture et encouragés par quelques essais réussis en faisant appel à une autre méthode, nous avons alors préféré abandonner, au moins provisoirement, nos expériences en conditions stériles et poursuivre nos recherches en conditions «semi-stériles», estimant que le procédé pouvait satisfaire nos besoins.

Source : MNHN, Paris

CULTURE EN CONDITIONS SEMI-STÉRILES

Pour des raisons liées aux exigences trophiques et, surtout, à l'importance des facteurs chimiques et physiques de l'environnement, l'obtention de la fructification complète de certains champignons est difficilement réalisable en conditions de culture axénique, à moins d'avoir recours à un appareillage relativement complexe, comme celui mis au point par PLUNKETT (1956), qui limite le volume expérimental.

Par contre, lorsqu'après l'envahissement total d'un milieu de culture convenable, préalablement stérilisé, le mycélium du champignon est capable de résister aux contaminants banaux de l'air, on peut envisager de se dégager des contraintes des conditions d'asepsie primitives et d'exposer les cultures à un environnement non stérile, mais chimiquement et physiquement contrôlable. Particulièrement intéressante lors de l'usage de milieux de culture naturels et pour des espèces de grande taille, cette formule permet d'opérer sur des volumes importants, tant en ce qui concerne le support nutritif que l'atmosphère environnante, et d'obtenir ainsi des carpophores plus aisément comparables à ceux venus dans la nature.

La culture s'effectue en deux phases :

- dans la première, l'envahissement mycélien du milieu de culture stérilisé s'accomplit en conditions d'asepsie totale;
- dans la seconde, les cultures obtenues sont exposées à l'air libre, sous les conditions d'environnement prévues pour permettre la fructification.

Appliquée avec succès à la culture en laboratoire des Agarics hallucinogènes du Mexique (HEIM et CAILLEUX, 1957, 1958, 1967), du *Pleurotus ostreatus* et de ses formes affines (CAILLEUX et al. 1973, 1974; MACAYA-LIZANO, 1975), de l'*Agrocybe aegerita* (CAILLEUX et DIOP, 1974), cette méthode s'apparente aussi à celle qu'a préconisée VESSEY (1971) pour le *P. Eryngii*. Adaptée à l'échelle commerciale elle est pratiquée au Japon pour la culture du *Flammulina velutipes*, des *Pleurotus ostreatus* et *cornucopiae*, de quelques Auriculaires et Trémelles et du *Ganoderma lucidum*.

Dans nos recherches sur la fructification du *P. Eryngii*, elle nous a permis de mettre au point un procédé expérimental satisfaisant pour l'étude du comportement de ce champignon sur différents milieux de culture naturels et de faire nos premières constatations sur les besoins des carpophores pour leur morphogenèse.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Souches

L'essentiel de nos observations se rapporte à une seule souche, isolée des spores d'un carpophore récolté sur racine d'*E. campestre* dans le sud-est de la

Source : MNHN, Paris

France. Des différences de comportement, constatées à la faveur de la mise en culture d'autres souches, simplement évoquées ici, seront précisées ultérieurement.

Milieux de culture

Nous avons tenté d'obtenir la fructification du *P. Eryngii* sur les milieux naturels suivants : sciure de peuplier, paille de blé broyée, rafle de maïs broyée, déchets de chanvre textile, chacun étant utilisé seul ou en mélange avec les autres, selon des proportions variées, sans additif ou enrichi de 20% d'avoine noire sous forme de grains entiers.

Humidifiés à 70%, ces milieux de culture sont répartis, en masse compacte, dans des bocaux de verre à large ouverture, de 500 cl. de capacité, fermés d'une capsule métallique, et le tout est stérilisé à l'autoclave à 125° pendant 2 heures. Après stérilisation, leur pH se situe entre 6,5 et 7,4.

Conditions de culture.

L'ensemencement est réalisé au moyen de fragments de cultures mycéliennes, préparées à cet effet sur milieu nutritif gélosé ou sur grains de céréales.

Après trois semaines d'incubation à 25°, le mycélium ayant envahi tout le milieu, les bocaux sont ouverts, leur paroi est obscurcie par une feuille d'aluminium et leur surface libre est recouverte d'une mince couche de vermiculite humide formant gobetage.

Les bocaux sont alors placés dans les enceintes prévues pour la fructification, constituées par des cellules cubiques de 60 cm de côté, vitrées et dont une face verticale peut être ouverte. Ces enceintes sont disposées dans un local climatisé, à la température de 21± 1°C, où l'air est maintenu à un degré hygrométrique voisin de 80 à 85% et renouvelé, afin de ne pas dépasser un taux de CO_2 de 0,04%. La lumière est fournie par des tubes fluorescents du type Sylvania Grolux, de manière à assurer aux cultures un éclairement de 275 lux, 12 h. sur 24 h.

RÉSULTATS

Influence du milieu de culture

Dans la sciure de peuplier, le mycélium se développe mal, sa présence est peu perceptible et aucun primordium ne se forme. Par contre, dans ce même support enrichi de grains d'avoine, la croissance mycélienne est nettement plus active, quoiqu'encore faible, et quelques carpophores se développent normalement 45 à 50 jours après l'ensemencement.

Sur la paille de blé, la croissance mycélienne est convenable, de rares primordiums apparaissent, mais ils avortent souvent. Additionnée d'avoine, la même

Source : MNHN, Paris

paille conduit à une bonne fructification en 35 à 40 jours.

Sur les rafles de maïs, la végétation mycélienne est très importante mais la fructification, irrégulière, est souvent tardive. L'adjonction d'avoine n'entraîne pas de modification notable des résultats.

Les déchets de chanvre textile permettent une bonne poussée de carpophores, dans des délais compris entre 50 et 60 jours. Enrichis de grains d'avoine, ils constituent le meilleur des milieux expérimentés, la fructification y étant précoce, 30 à 35 jours après l'ensemencement, et particulièrement abondante.

Sur les différents mélanges de ces matériaux, le *P. Eryngii* parvient à fructifier avec des intensités variables et dans des délais parfois assez longs, s'échelonnant de 2 à 4 mois. Cette fois encore, l'apport d'avoine entraîne une production de carpophores plus importante et plus rapide, la plupart des cultures fructifiant alors 4 à 6 semaines après l'ensemencement.

Déjà signalée à propos du *P. ostreatus* et d'espèces qui lui sont affines (BLOCK et al., 1959; CAILLEUX et al. 1973; MACAYA-LIZANO, 1975), mise à profit par VESSEY (1971) dans sa formule de milieu de culture destinée au *P. Eryngii*, l'influence bénéfique de l'adjonction d'avoine au support de culture stérilisé se remarque ici encore de façon frappante.

Ces résultats, qui s'accordent avec les premières déductions de LUTZ (1925, a, b) et recoupent en partie les travaux de VESSEY (1971), mettent nettement en relief l'aptitude du *P. Eryngii* à fructifier sur des supports variés, bien différents des racines de l'*E. campestre*, son habitat naturel.

D'abord obtenus à la faveur de tâtonnements, puis améliorés, ils révèlent cependant des préférences susceptibles d'orienter la recherche d'autres formules de milieu de culture, plus adaptées et qui permettront de mieux connaître les exigences trophiques du *P. Eryngii*.

Remarques sur l'évolution des primordiums et sur l'aspect des carpophores en conditions de culture normales.

Cultivé dans des conditions précédemment décrites, le *P. Eryngii* donne une première poussée de primordiums généralement abondante. Isolés, ou réunis en touffes d'importance variable, ils apparaissent presque simultanément à la surface des cultures, mais seuls certains évoluent alors que les autres avortent. Cependant, dans une même série de cultures, le poids total des carpophores mûrs récoltés est toujours sensiblement constant par rapport à la quantité de milieu nutritif disponible et une relation s'établit entre le nombre de carpophores et leur taille, ceux-ci étant plus petits lorsqu'ils sont plus nombreux et inversement.

Selon REIJNDERS (1963), la présence de primordiums morts n'est pas rare à la base des jeunes carpophores d'espèces diverses, même chez celles ayant la réputation de pousser isolément. Dans la nature, les carpophores adultes du *P. Eryngii* montrent eux aussi des primordiums avortés à la base de leur

Source : MNHN, Paris

pied, mais ils sont généralement solitaires sur la racine d'*E. campestre* qui les nourrit et on ne rencontre jamais de touffes importantes comme en culture.

Observé par BREFELD (1877), LEVINE (1922), HEIN (1930), BORRISS (1934), BARNETT (1943), sur diverses espèces, le phénomène de l'avortement des primordiums a été étudié chez le *Coprinus lagopus* en culture, par MADELIN (1956, a) qui aboutit à la conclusion qu'un courant préférentiel de substances nutritives s'établit vers certains primordiums, lesquels poursuivent leur croissance alors que les autres avortent.

La conclusion de MADELIN nous semble tout à fait applicable au *P. Eryngii*, autant pour expliquer l'avortement de certains primordiums que la présence de touffes. En culture, ce sont les disponibilités nutritives plus grandes et les conditions de l'environnement, plus propices que dans la nature, qui permettent l'apparition d'un excédent de primordiums, d'où les avortements, mais favorisent la formation de touffes pouvant grouper une dizaine d'individus bien développés.

La souche utilisée dans les expériences présentées ici a, généralement, donné naissance à des carpophores physionomiquement très proches de ceux qui poussent dans la nature. Lorsqu'ils viennent isolément, leur chapeau est presque centré au sommet du pied, d'où un port peu conforme à celui des autres *Pleurotus*, souvent mis en relief dans les descriptions d'exemplaires sauvages.

Dans les touffes importantes, où les pieds à peine soudés à leur base sont proches, les uns contre les autres, on assiste à un décentrage progressif du chapeau par rapport au sommet du pied, de l'intérieur de la touffe vers sa périphérie (Pl. 2, fig. D).

L'inclinaison de la surface du milieu où naissent les primordiums augmente encore cette tendance. C'est ainsi que les carpophores supérieurs de touffes développées sur la face verticale d'un bloc de milieu de culture ont un pied vertical, ou à peine oblique, et un chapeau subcentré, alors que les inférieurs montrent un pied très oblique, redressé à son extrémité et un chapeau presque latéral, qui leur donne un port tout à fait pleurotoïde. Les autres carpophores offrent des faciès intermédiaires entre les deux précédents et variables selon leur situation dans la touffe (Pl. 1, fig. B), l'ensemble constituant un bel exemple d'adaptation morphologique aux circonstances.

Variations selon les souches

La fructification en culture, sous des conditions comparables, d'un plus grand nombre d'isolements de *P. Eryngii*, d'origines géographiques variées (Bouches du Rhône, Drôme, Vaucluse, Aveyron, Manche et Loiret), tous récoltés sur des racines d'*E. campestre*, révèle des variations morphologiques inapparentes sur les échantillons sauvages.

Propre à chaque souche, ou à un groupe de souches isolées de différentes parties d'un même carpophore (spores, lames, ou chair), elles affectent le pied, qui peut être exagérément long et épais, ou court et obèse. Le chapeau, plus ou moins excentré au sommet du pied, est mamelonné, umboné, ou déprimé;

Source : MNHN, Paris

sa marge demeure concolore ou s'orne de festons plus sombres. Les lames, plus ou moins décurrentes en filet, s'anastomosent parfois au sommet du pied, leur face pouvant être veinée et même interveinée.

Capables de modifier complètement le faciès habituel de l'espèce, fixées dans les caractères génétiques de la souche, de telles dissemblances ont déjà été observées chez d'autres espèces cultivées comme le *Psilocybe mexicana* (HEIM et CAILLEUX, 1967) et le *Pleurotus ostreatus* (MACAYA-LIZANO, 1975). Constatées chez le *P. Eryngii* à la faveur d'essais limités, elles sont encore l'objet de recherches destinées à en préciser l'importance.

INFLUENCE DES CONDITIONS DE L'ENVIRONNEMENT SUR LA FRUCTIFICATION ET LA MORPHOLOGIE DES CARPOPHORES

La fructification d'un champignon exige que tous les facteurs relatifs à la nutrition, à l'environnement et à la génétique soient réunis dans un équilibre précis (COCHRANE, 1958).

Si, pour les Basidiomycètes saprophytes, l'obtention du mycélium végétatif sur un milieu de culture artificiel ne soulève généralement pas de difficultés majeures d'ordre nutritionnel, il en va souvent différemment au niveau de la fructification, bien que LONG et HARSCH (1918) estiment que le substrat de culture ait une influence mineure.

Les facteurs de l'environnement, la température, l'hygrométrie de l'air et sa teneur en certains gaz, la lumière, jouent un rôle très important, mais souvent malaisé à préciser.

Au sein d'une même espèce, les aptitudes fructifères de chaque souche, liées à leur patrimoine génétique, peuvent être très inégales et leurs réactions en culture très diverses (RAPER et KRONGELB, 1958; ELLIOTT, 1972).

Les difficultés rencontrées dans l'analyse de ces facteurs, étroitement dépendants les uns des autres et d'importance variable selon les espèces, les problèmes posés par leur réunion expérimentale et les longs délais souvent nécessaires à l'obtention de la fructification, limitent le nombre des espèces susceptibles de se prêter à des recherches de laboratoire. Elles expliquent aussi la rareté des travaux consacrés à l'étude complète de la morphogénèse des carpophores de Basidiomycètes, bien évidente dans les tentatives de synthèse qui s'appuient le plus souvent sur des cas isolés, délicats à généraliser (COCHRANE, 1958; REINJDERS, 1963; TABER, 1966; VOLZ et BENEKE, 1968; COUVY, 1973-1974).

Pour le *P. Eryngii*, les besoins nutritionnels de la fructification étant satisfaits, bien que non analysés, avec une souche convenable, l'étude de l'influence des facteurs de l'environnement pouvait être entreprise.

Source : MNHN, Paris

Nos premières recherches ont été conduites selon la méthode de culture en conditions semi-stériles, sur les milieux de paille broyée et de déchets de chanvre textile additionnés de 20% de grains d'avoine.

Ne disposant pas de l'appareillage nécessaire à la régulation artificielle du taux de CO_2 dans l'atmosphère des cultures et étant donné le caractère préliminaire de nos essais, nous nous sommes limités à contrôler la teneur et les effets du CO_2 dégagé naturellement par le mycélium et les carpophores dans l'air des cellules de culture, où les modifications des échanges gazeux avec l'atmosphère extérieure étaient obtenus par une obturation plus ou moins importante de leur ouverture, de manière à ralentir ou supprimer le renouvellement naturel. A l'exception des expériences effectuées en atmosphère confinée, afin d'avoir un taux de CO_2 maximum, et où l'humidité de l'air était voisine de la saturation, nous nous sommes toujours assurés de l'équivalence du degré hygrométrique entre les cultures d'essai et les témoins.

L'éclairement artificiel a été fourni 12 heures sur 24 heures, par des tubes fluorescents du type Sylvania Grolux, placés à des distances convenables pour fournir l'intensité désirée à la surface des cultures préalablement incubées à l'obscurité. A propos des essais effectués à l'obscurité, on retiendra que ce qualificatif ne doit pas être pris dans toute sa rigueur, des éclairements accidentels, minimes, ayant pu se produire malgré les précautions prises, pendant la phase de croissance végétative du mycélium et au moment de la fructification.

LA TEMPÉRATURE

Les limites de la température de fructification sont très variables selon les espèces, avec un minimum, un optimum et un maximum. Il n'y a pas toujours concordance entre la température optimale de la croissance mycélienne et celle de la fructification. Les influences thermiques sont liées à celles de l'hygrométrie, de l'aération et même parfois de la lumière (BORRISS, 1934; MANACHERE et al., 1974). L'action passagère de basses températures a parfois été envisagée comme inductrice de l'initiation fructifère (DELMAS et COUVY, 1970).

Compte tenu des impératifs techniques qui régissent le maintien d'une aération et d'une hygrométrie convenables dans notre local de culture, en fonction de la régulation thermique, la température de 21 ± 1°C s'est révélée la plus propice à l'obtention de carpophores normaux dans les meilleurs délais. C'est celle que nous avons retenue dans les expériences suivantes.

Sur les cultures incubées trois semaines à 25°C, placées ensuite à 21 ± 1°C, les autres conditions de l'environnement étant réglées à l'optimum, les primordiums apparaissent 4 à 5 semaines après l'ensemencement et la maturation des carpophores est atteinte en 6 à 7 jours supplémentaires. Une à deux autres poussées, espacées de 4 à 6 semaines, moins abondantes que la première, lui succèdent parfois.

Source : MNHN, Paris

A 18°C les délais d'apparition des primordiums s'allongent de 6 à 8 jours et le développement des carpophores se ralentit légèrement.

L'abaissement de la température à 15 et 12°C augmente encore la durée du temps nécessaire à la formation des primordiums et à l'évolution complète des carpophores. La production diminue et les poussées successives sont plus espacées.

En culture sous des conditions de température fluctuantes, avec des thermopériodes de 6 à 8 heures sous un minimum de 12° C et de 8 à 10 heures sous un maximum de 17° C, la montée et la descente progressives de la température s'effectuant en parties égales pendant les périodes intermédiaires, on constate que l'intervalle de temps écoulé entre la mise en place des cultures sous ces conditions et la fructification est sensiblement égal à celui enregistré à 18° C. L'aspect des carpophores développés est alors beaucoup plus proche de celui des carpophores sauvages que celui des carpophores apparus sous des température constantes supérieures.

Au dessus de la température optimale, à 25-26°C, les carpophores se développent plus vite, ont souvent une bonne taille, mais la conservation d'un degré hygrométrique convenable, dans l'air comme dans le milieu, devient plus malaisée et les avortements de primordiums sont plus fréquents.

Si on considère les températures extrêmes, 12 à 26°C, sous lesquelles le *P. Eryngii* a fructifié dans nos cultures, on peut estimer que sa tolérance à l'égard de ce facteur est grande. On remarque aussi que ses températures optimales de croissance végétative et de fructification sont proches.

L'HUMIDITÉ DE L'AIR

Le bon développement des carpophores de la plupart des champignons charnus réclame une hygrométrie de l'air élevée, mais jusqu'à une certaine limite. Un excès peut être nuisible, notamment si la culture est effectuée en atmosphère non stérile, les condensations étant alors favorables à l'installation d'agents pathogènes, bactériens ou fongiques. Certaines espèces manifestent une tendance xérophytique (HOPP, 1938; PLUNKETT, 1956) et on sait qu'un bon équilibre avec la teneur en eau du milieu de culture est nécessaire (HEIN, 1930; BELS-KOENIG, 1950; FLEGG, 1959).

La formation des primordiums de *P. Eryngii* est optimale sous un degré hygrométrique élevé, de l'ordre de 90 à 95%, mais une humidité relative de l'air plus basse, située aux environs de 85%, est préférable pour une bonne évolution des carpophores.

Une humidité atmosphérique constamment supérieure à 90% entraîne, à la surface du milieu de culture, la formation d'un tapis mycélien qui recouvre les jeunes carpophores et entrave leur développement. Les hyphes du pied des carpophores développés prolifèrent exagérément à sa surface et l'entourent

Source : MNHN, Paris

d'un épais manchon velouté. Les spores libérées germent rapidement sur le milieu de culture et sur les carpophores, dont la croissance est perturbée.

En dessous de 65% d'humidité relative dans l'air les primordiums sont rares. Ceux qui se développent forment des carpophores à pied court et obèse, leur évolution est plus lente que sous une humidité supérieure et leur chair un peu coriace (Pl. 1, fig. A).

Les carpophores bien développés, proches de la maturité, tolèrent relativement bien les variations de l'humidité atmosphérique et on s'aperçoit à cette occasion que leur chair est peu sensible aux altérations qui sont souvent constatées chez d'autres espèces soumises aux mêmes conditions.

Les inconvénients déjà signalés mis à part, les fructifications développées en atmosphère où l'humidité relative était supérieure à 90% ne nous ont jamais montré d'anomalies excessives dans leur morphologie générale; contrairement aux observations de BLOCK et al. (1959) qui signalent que les carpophores d'un Pleurote lignicole développés sous une humidité relative de 95 à 100% avaient un pied anormalement long et un chapeau de diamètre réduit. Étant données les conditions expérimentales de ces auteurs il semble plutôt qu'un défaut d'aération était responsable et non un excès d'humidité, éventualité à laquelle ils font justement allusion. (BLOCK et al. désignent leur Pleurote sous le nom de *P. ostreatus* mais, à la lumière des données récentes sur la systématique du *P. ostreatus* (Jacq. ex Fr.) Quélet et des espèces voisines, étayées par l'étude de la biologie de ces champignons (CAILLEUX et al., 1973; 1974; MACAYA-LIZANO, 1975), il est plus convenable de le considérer comme une espèce différente, qui pourrait correspondre à une forme originaire des États Unis, de Floride, et cultivée commercialement en Europe sous le nom de *Pleurotus «florida»*).

L'AÉRATION

Différente dans son intensité et ses effets selon les espèces, l'émission de CO_2 par le mycélium et les fructifications des champignons est fréquente.

En culture, l'accumulation de ce gaz dans l'atmosphère peut avoir une grande importance sur l'initiation fructifère comme sur le développement normal des carpophores. Elle oblige alors à en assurer l'évacuation, pour la limiter à un seuil convenable selon le degré de développement des carpophores, mais sans que le mouvement d'air provoqué entraîne une évaporation nuisible.

Bénéfique à l'initiation fructifère du *Sphaerobolus stellatus* (INGOLD et NAWAZ, 1967) et du *Pleurotus ostreatus* (LABORDE et DELMAS, 1974), un certain excès de CO_2 dans l'air devient néfaste aux carpophores plus évolués de ces mêmes espèces. Bien étudiés à propos du champignon de couche, *Agaricus bisporus*, (v. entre autres LAMBERT, 1923; SCHISLER, 1957; TSCHIERPE, 1959, 1972; TSCHIERPE et SINDEN, 1964) les effets de ce gaz affectent la morphologie des fructifications du *Flammulina velutipes*, du *Polyporus brumalis* (PLUNKETT, 1956; LONG, 1966) et du *Schizophyllum commune*

Source : MNHN, Paris

Pl. 1. — Fig. A : carpophore développé en atmosphère insuffisamment humide, réd. 2/3; fig. B : touffe de carpophores développée sur une face verticale du milieu de culture, réd. 1/3.

Source : MNHN, Paris

(NIEDERPRUEM, 1963). L'action de substances volatiles émises par le champignon ne serait pas non plus à exclure (MADER, 1943; STOLLER, 1952; LOCKART et KNEEBONE, 1962).

Le *P. Eryngii* est, lui aussi, sensible à la présence de CO_2 dans l'air où ses fructifications se développent. La formation de carpophores normaux exige une teneur de l'atmosphère en CO_2 inférieure à 0,08% en volume.

Le ralentissement du renouvellement de l'air de la culture, de façon à conserver un taux de CO_2 compris entre 0,10 et 0,15%, augmente légèrement l'initiation fructifère, mais de nombreux primordiums avortent; les carpophores développés ont un pied relativement long et un chapeau de diamètre anormalement petit.

Une élévation du taux de CO_2 à 0,20% augmente les anomalies constatées précédemment; la disproportion entre le pied, long et rétréci au sommet, et le chapeau, rudimentaire mais encore capable de sporuler, devient importante.

En atmosphère confinée, où le taux de CO_2 peut atteindre 0,60%, l'initiation fructifère est particulièrement importante et précoce; favorisée par les conditions hygrométriques très élevées de cet essai elle pourrait aussi avoir un rapport avec l'importance du taux de CO_2 présent dans l'air. Ensuite l'évolution des primordiums est très perturbée et beaucoup avortent; ceux qui poursuivent leur croissance développent des carpophores anormaux, à pied ventru à la base, puis effilé et coiffé d'un chapeau excessivement réduit qui dépérit dès l'apparition des lames (Pl. 2, fig. F). Très vite, de nouveaux primordiums se montrent, sur le milieu de culture comme sur les anciens primordiums non évolués, ou même sur les stipes des carpophores avortés, selon un processus qui rappelle la description de LUTZ (1925, c) à propos de ses obtentions en tubes à essais.

Les anomalies constatées sur les fructifications du *P. Eryngii* exposées à un excès de CO_2 atmosphérique offrent une similitude frappante avec celles qui ont été décrites chez d'autres espèces, comme le champignon de couche (LAMBERT, 1933;TSCHIERPE, 1959, 1972), le *Flammulina velutipes* (PLUNKETT 1956; LONG, 1966), le *Pleurotus ostreatus* (KOCH, 1958), soumises aux mêmes conditions, lesquelles entraînent également une réduction importante du diamètre du chapeau et un allongement du pied.

La sensibilité des carpophores du *P. Eryngii* au CO_2 le place incontestablement parmi les espèces pour qui ce facteur de l'environnement revêt une grande importance en culture.

Apparemment favorable à l'initiation fructifère, un excès de CO_2 dans l'air se révèle très vite nocif et entraîne des malformations proches, dans leur aspect, de celles que l'on observe sur les primordiums et les carpophores mûrs insuffisamment éclairés. Il est probable que c'est lui qui empêche les primordiums formés en récipients de culture clos, notamment les tubes à essais où les échanges avec l'air extérieur sont limités, de poursuivre normalement leur développement.

Source : MNHN, Paris

LA LUMIERE

Très variables selon les espèces, les effets de la lumière sur la fructification des champignons sont principalement inducteurs, inhibiteurs, générateurs de tropismes (COCHRANE, 1958).

Les effets inducteurs et inhibiteurs sont parfois ressentis très tôt par le mycélium végétatif, avant l'initiation fructifère qu'ils commandent. Ils se poursuivent souvent pendant toute la durée de la maturation du carpophore et la nécessité d'une alternance de périodes éclairées et obscures est souvent obligatoire pour obtenir une fructification convenable.

Les tropismes provoqués par la lumière se manifestent différemment selon les conditions expérimentales et les espèces. Ils s'opposent généralement au géotropisme particulier de l'espèce considérée et semblent varier selon l'ontogénie de celle-ci.

Indispensable à un assez grand nombre d'espèces, selon des besoins quantitatifs très divers, la lumière ne l'est pas pour d'autres. Elle inhiberait la formation des carpophores du champignon de couche, *Agaricus bisporus*, (KOCH, 1958), qui ne sont pas phototropiques (BULLER, 1909; INGOLD, 1953). L'*Agrocybe aegerita* semble pouvoir s'en passer, bien qu'elle augmente sa fructification (CAILLEUX et DIOP, 1974).

(Voir, entre autres, à propos des effets de la lumière sur la fructification des Basidiomycètes : BREFELD (1877), BULLER (1909 à 1934), LONG et HARSCH (1918), MADELIN (1956, b), PLUNKETT (1956, 1961), KOCH (1958), MARSCH et al. (1959), ASCHAN-ABERG (1960), ROBBINS et HERVEY (1960), ALASOADURA (1963), COUVY (1970, 1974), MANACHERE (1970, 1974).

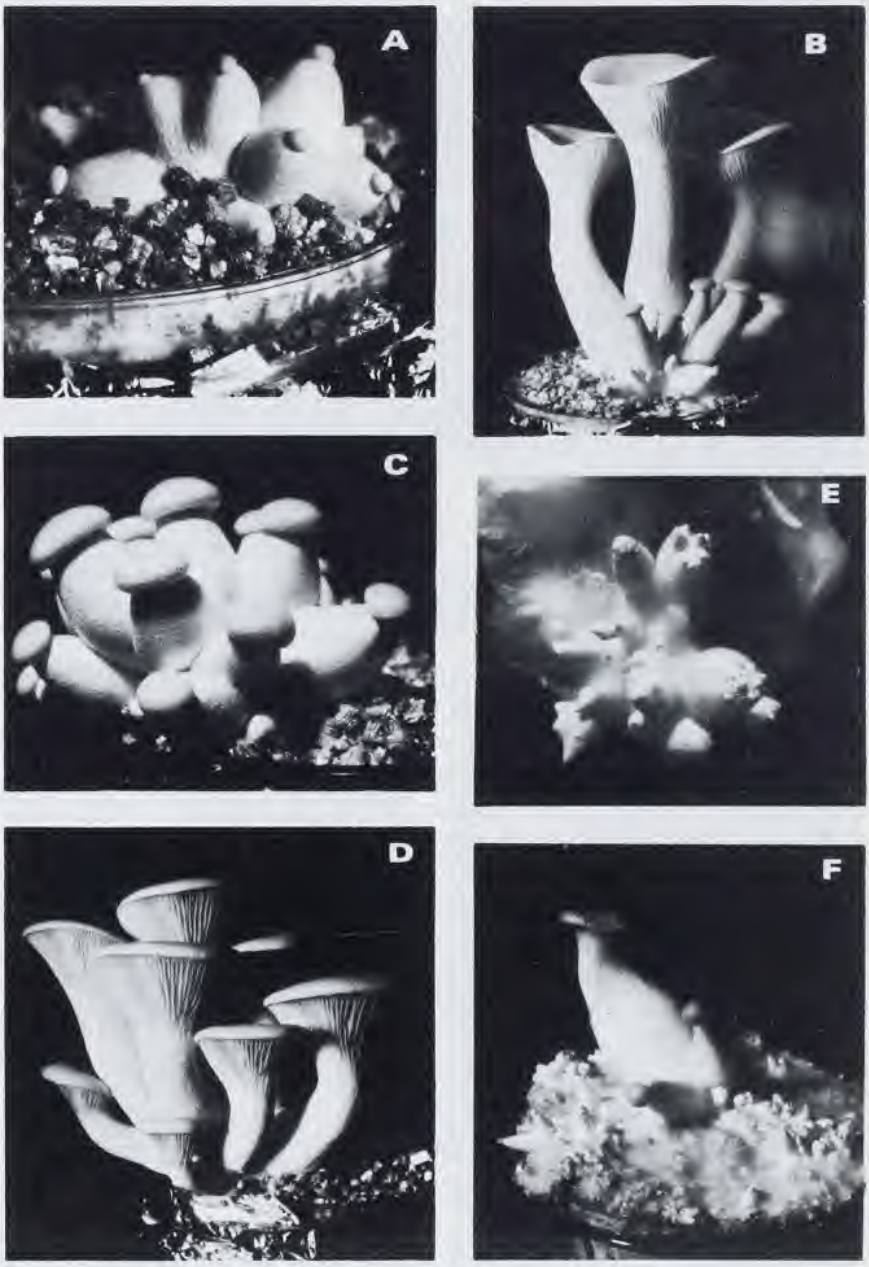
Un éclairement d'une intensité lumineuse de 275 lux, émis 12 heures sur 24 heures au dessus des cultures, est indispensable pour obtenir des carpophores de *P. Eryngii* comparables à ceux développés dans la nature; c'est celui que nous avons retenu comme point de référence pour les expériences suivantes.

Sous ces conditions, les très jeunes carpophores ont un pied court, renflé, ovoïde, coiffé d'une ébauche de chapeau bombé, dont le diamètre égale rapidement celui du pied. Les carpophores mûrs étalent un chapeau large, sur un pied robuste, souvent légèrement renflé dans sa partie médiane, de longueur moyenne (Pl. 2, fig. C et D).

Sous une intensité lumineuse plus faible, de 125 lux, les pieds des très jeunes carpophores et ceux des adultes sont un peu plus longs. Le diamètre des chapeaux change peu ou diminue très faiblement.

La réduction de l'éclairement à une intensité de 25 lux ou de 2 à 5 lux, toujours sous la même photopériode que précédemment, entraîne des modifications plus sensibles. Les très jeunes carpophores conservent un pied ovoïde, mais leur chapeau reste longtemps petit, comme s'il allait avorter. Leur évolu-

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — Fig. A et B : primordiums et carpophores mûrs développés sous un éclairement de 2 à 5 lux (A : G. nat., B : réd. 1/3); fig. C et D : primordiums et carpophores mûrs développés sous un éclairement de 275 lux (C : G. nat., D : réd. 2/5); fig. E : primordiums développés à l'obscurité (G. nat.); fig. F : carpophores développés en atmosphère confinée, réd. 1/2.

Source : MNHN, Paris

tion, légèrement plus lente qu'aux éclairements supérieurs, aboutit à des carpophores mûrs ayant un chapeau de diamètre anormalement réduit, à bords très relevés, leur pied est nettement plus long et plus épais que celui des carpophores apparus dans les cultures témoin recevant un éclairement de 275 lux (Pl. 2, fig. A et B).

A l'obscurité, de jeunes carpophores se forment, mais leur maintien sous cette condition ne leur permet pas d'évoluer convenablement. Des formations grossièrement botryoïdes, constituées de pieds ramifiés supportant des chapeaux minuscules et abortifs, se développent alors sur la culture, sans jamais présenter d'hyménium (Pl. 2, fig. E).

Exposé à un éclairage oblique et légèrement diffus, d'une intensité de 50 à 150 lux, le pied du jeune carpophore, coiffé d'un chapeau encore peu développé, s'oriente vers la source lumineuse. Puis, peu de temps avant la maturation des premières spores, l'extrémité du pied se redresse pour placer le chapeau en position horizontale, où il achève son développement. Le pied, oblique puis brièvement vertical, est alors inséré de façon légèrement excentrique sous un chapeau largement ellipsoïde, à bords relevés, à lames rayonnantes (Pl. 3, fig. A).

Sous un éclairage presque latéral et plus concentré que précédemment, de 100 à 150 lux, le pied se comporte de la même façon, mais le chapeau se redresse verticalement, allongé en une large spatule. Les lames, divergentes à l'insertion d'un pied devenu latéral, puis presque parallèles, se trouvent alors orientées de façon à être pleinement exposées au flux lumineux (Pl. 3, fig. B).

L'application successive des deux dernières conditions à des stades différents du développement du même carpophore, éclairement oblique et diffus jusqu'à l'apparition des lames, ensuite latéral et concentré, entraîne le basculement en arrière de l'extrémité du pied, auparavant verticale, et du jeune chapeau, ce qui a pour conséquence de placer l'hyménium en face de la source lumineuse (Pl. 3, fig. C).

A propos des effets des variations de l'intensité lumineuse, nos résultats offrent une certaine similitude avec les constatations faites sur d'autres Agaricales et qui se résument le plus souvent à l'observation d'un allongement du pied accompagné de la réduction du chapeau, faciès déjà notable sur le très jeune carpophore de *P. Eryngii*, insuffisamment éclairé.

Dans le genre *Pleurotus*, les besoins en lumière varient selon les espèces. La forme cultivée par BLOCK et al. (1959) se satisfait d'un éclairage faible, de quelques minutes par jour. KOCH (1958) constate que la morphogénèse du *P. ostreatus* est en étroite dépendance avec la lumière et qu'une insuffisance de celle-ci entraîne l'apparition de formes clavarioïdes; ZADRAZIL et SCHNEDEREIT (1972) estiment qu'un éclairement inférieur à 30 lux provoque l'allongement du pied, supérieur à 100 lux il conduit à la formation de carpophores normaux. Pour GYURKO (1972), un éclairement supérieur à 40 lux nuit à l'initiation fructifère du *P. ostreatus*, mais 7.500 lux-heures constituent la dose totale à fournir à des carpophores dont le développement demande 8 jours

Source : MNHN, Paris

Pl. 3. — Fig. A : carpophores développés sous un éclairement oblique de 150 lux, réd. 3/4; fig. B : carpophore développé sous un éclairement latéral de 150 lux, réd. 4/5; fig. C : carpophore développé sous des éclairements successivement oblique et latéral, réd. 1/2.

Source : MNHN, Paris

à la température de 15°C, pour avoir un rapport convenable entre le diamètre du chapeau et la longueur du pied. VESSEY (1971) signale que le *P. Eryngii* a besoin de lumière pour fructifier, qu'un éclairement insuffisant conduit à des morphogénèses anormales et qu'un éclairement convenable augmente l'épaisseur de la chair, mais sans autres précisions.

D'après nos expériences, le *P. Eryngii* est plus exigeant en lumière, pour former des carpophores normaux, que le *P. ostreatus*, mais, pour une espèce de pleine lumière dans la nature, il est capable de se satisfaire d'éclairements relativement peu importants. Son comportement à l'obscurité rejoint celui du *P. ostreatus*, cependant les formations coralloïdes constatées chez cette dernière espèce demeurent chez lui beaucoup plus limitées en importance.

Face aux variations de la direction de la source lumineuse, les réactions des carpophores du *P. Eryngii* révèlent l'existence d'un curieux jeu d'influence entre le géotropisme et le phototropisme, qui modifie complètement la position et l'orientation de ses parties principales (pied, chapeau et lames) et ne correspond plus à ce qui est le plus souvent signalé chez d'autres Basidiomycètes placés dans les mêmes conditions.

Chez quelques Agaricales où le phénomène est bien évident, les tropismes les plus fréquemment observés sur les carpophores soumis à un éclairage oblique, se manifestent d'abord par un phototropisme positif du jeune pied dont le sommet s'oriente vers la source lumineuse; ensuite, dès le début de l'expansion du chapeau, l'extrémité du pied se redresse, obéissant alors à un géotropisme négatif dominant; le chapeau s'étale horizontalement et les lames, soumises à un géotropisme positif, sont verticales (BULLER, 1909; HEIM et CAILLEUX, 1957).

Variable en importance selon les espèces, cette succession de tropismes a, apparemment, pour effet d'assurer une protection de l'hyménium et une dispersion convenable des spores, l'orientation des lames étant, finalement, prépondérante (INGOLD, 1953).

S'appuyant sur une série d'expériences minutieuses, où il fait intervenir des modifications artificielles du sens de la gravitation, combinées avec des éclairements différemment orientés, ou des ombrages de l'extrémité du jeune pied, à des moments variés du développement des carpophores, PLUNKETT (1961) est arrivé à la conclusion suivante : la succession de tropismes auquel le carpophore du *Polyporus brumalis* est soumis résulte d'une sensibilité photoréceptive de la zone de croissance située à l'extrémité du pied; celle-ci s'efface sous l'effet de l'ombrage provoqué par l'étalement du chapeau et permet alors à la gravitation de rétablir son influence.

Exposé à un éclairage latéral, le jeune pied du *P. Eryngii* se comporte sensiblement comme dans les exemples précédemment évoqués et on observe encore la dominance d'un phototropisme positif, mais l'expansion du chapeau ne s'accompagne pas de sa mise en position horizontale. Un autre mécanisme entre alors en jeu et oriente les lames vers la source lumineuse, comme si celles-ci bénéficiaient d'un phototropisme positif : comportement qui expliquerait

Source : MNHN, Paris

alors la forme des chapeaux poussés sous un éclairement vertical faible et dont le bord est très fortement retroussé.

Ce phénomène, que nous avons également constaté sur les carpophores d'espèces affines du *Pleurotus ostreatus* placées dans les mêmes conditions d'éclairement latéral, traduit-il des besoins particuliers de la sporogénèse de ces espèces en énergie lumineuse? L'hypothèse tendrait alors à se rapprocher de la conclusion de MANACHERE (1970 p. 53) pour qui «l'éclairement permettant l'accomplissement de la deuxième phase photo-stimulée est indispensable pour une production de basidiospores normales», chez le *Coprinus congregatus*, même si les effets ne se manifestent pas au même stade de développement.

Limitées aux seules variations morphologiques des carpophores, constatées à la faveur de cultures établies en conditions banales, ces observations mettent cependant incontestablement en évidence le rôle important de la lumière dans les processus fructifères du *P. Eryngii* et ouvrent la voie à d'autres recherches plus fines. Comparées aux quelques données acquises à propos d'autres Basidiomycètes, elles confirment aussi la variété des réactions du carpophore selon son appartenance spécifique.

LE GOBETAGE

Dans la culture du champignon de couche l'usage d'un gobetage recouvrant le compost est traditionnel. Le plus souvent constitué de calcaire broyé additionné de tourbe, pauvre en éléments nutritifs, il forme un obstacle à la croissance végétative, il régularise les échanges gazeux et hydriques entre le compost et l'atmosphère, enfin les bactéries qu'il contient seraient éminement favorables à la fructification. Indispensable à une initiation fructifère correcte, son rôle est complexe et son mode d'action encore mal connu malgré les nombreux travaux qui lui ont été consacrés (voir entre autres : BELS-KOENING, 1950; SCHISLER, 1957; FLEGG, 1959; EGER, 1965, 1968, 1972; HAYES et al., 1969; COUVY, 1973-1974; BAZERQUE et LABORDE 1975, 1976).

Le *P. Eryngii* est capable de former et de développer ses fructifications sur un milieu de culture nu, le gobetage ne lui est donc pas indispensable. Cependant, la mince couche de vermiculite étalée sur le milieu de culture au moment de son exposition à l'air libre s'est toujours révélée bénéfique à la fructification.

L'action de bactéries favorisantes nous semble difficile à retenir, en raison du traitement thermique élevé subi par la vermiculite au moment de sa fabrication et qui élimine la majeure partie des germes éventuellement présents auparavant.

Par contre, il est évident que le gobetage de vermiculite, normalement peu envahi par le mycélium, crée entre l'atmosphère extérieure et la surface du milieu de culture une zone intermédiaire, aux qualités physico-chimiques bien particulières, formant un abri contre les variations hygrométriques éventuelles et retenant une partie du CO_2 dégagé par le mycélium sous-jacent, conditions qui, nous l'avons vu, sont particulièrement favorables à l'initiation fructifère.

Source : MNHN, Paris

Son rôle, dont l'importance a été confirmée par de très nombreuses expériences, apparaît donc avant tout de protection et de régulation, ce qui lui vaut d'être mentionné ici parmi les facteurs de l'environnement externe.

CONCLUSIONS

Les phénomènes qui président à la fructification chez les Basidiomycètes et influent sur la morphologie de leurs carpophores sont encore peu connus, un très petit nombre d'espèces acceptant d'accomplir leur cycle évolutif complet, de la phase végétative à la phase reproductrice, en laboratoire.

Des principales conditions à respecter pour le bon déroulement de ce cycle, les exigences relatives à l'environnement, indispensables à connaître pour évaluer les besoins trophiques, se révèlent souvent très importantes dans l'accomplissement des processus fructifères. Certaines sont parfois difficiles à contrôler quand l'expérimentateur est contraint de respecter des conditions d'asepsie totale pendant toute la durée de la culture. Par contre, si l'espèce dont on envisage d'étudier la fructification possède suffisamment de défenses naturelles pour résister aux organismes compétiteurs, le recours à des conditions de culture mixtes, où la seconde partie du cycle évolutif se poursuit en atmosphère non stérile, offre une solution susceptible d'aider à connaître plus commodément ses besoins relatifs à l'environnement.

Appliquée à l'étude de la fructification du *P. Eryngii*, cette méthode a prouvé la relative souplesse des exigences trophiques de ce champignon, surprenantes si on considère son habitat naturel, limité aux racines de l'*E. campestre*.

Elle a permis d'éviter les effets néfastes du CO_2 et de poursuivre les expériences sans avoir recours à des procédés complexes pour éliminer ce gaz.

Les réactions des carpophores à l'égard de la lumière et de la gravitation, capables d'entraîner des modifications profondes de leur morphologie habituelle, ouvrent la voie à des recherches plus profondes et à des comparaisons avec d'autres espèces, seulement ébauchées ici, qui devraient permettre de mieux comprendre leur finalité.

Le *P. Eryngii* nous semble constituer un sujet de laboratoire intéressant, par les problèmes qu'il pose et dont la solution se situe dans les trois domaines essentiels qui conditionnent la fructification :

– la nutrition, puisque les raisons de sa localisation aux seules racines de l'*E. campestre* ne sont pas éclaircies et que si ses exigences trophiques sont à peu près satisfaites, elles ne sont pas analysées;

– l'environnement, dont l'étude de l'influence des facteurs principaux, n'est qu'au stade préliminaire;

– la génétique, intéressée par la présence de souches donnant naissance à des carpophores atypiques.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ALASOADURA S.O., 1963 – Fruiting in *Sphaerobolus* with special reference to light. *Ann. Bot.* (G.-B.) 27 : 123-145.

ASCHAN-ABERG K., 1960 – The production of fruit bodies in *Collybia velutipes*. III. Influence of the quality of light. *Physiol. Plantarum* 13 : 276-279.

BARNETT H. L., 1943 – The development and structure of *Longia texensis*. *Mycologia* 35 : 399-408.

BAZERQUE A. & LABORDE J., 1975-1976 – Contribution à l'étude des terres de couverture utilisées en France pour la culture du champignon de couche. *Bull. de la F.N.S.C.C.*, 1975, 4 : 941-956; 1976, 1 : 1007-1023; 1976, 2 : 1035-1051.

BELS-KOENING H.C., 1950 – Experiments with casing soils, water supply and climate. *Mush. Sc.* 1 : 78-84.

BERNARD M.G., 1890 – Sur la vente des champignons comestibles. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 6 : 143-147.

BLOCK S. S., TSAO G. & HAN L., 1959 – Experiments on the cultivation of *Pleurotus ostreatus*. *Mush. Sc.* 4 : 305-325.

BORRISS H., 1934 – Ueber den Einfluss äusserer Faktoren auf Wachstum und Entwicklung der Fruchtkörper von *Coprinus lagopus*. *Planta* 22 : 644-684.

BREBINAUD P., 1922 – La vérification des champignons à Poitiers. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 38 : 231-234.

BREFELD O., 1877 – *Botanische Untersuchungen über Schimmepilze*, III, Arthur Félix, Leipzig.

BULLER A.H.R., 1909 – Researches on Fungi, Vol. 1. Longmans, Green, New York.

CAILLEUX R. & DIOP A., 1974 – Recherches expérimentales sur les conditions d'ambiance requises pour la fructification du *Pleurotus Eryngii* et de l'*Agrocybe aegerita*. *Mush. Sc.* 9 : 607-620.

CAILLEUX R., DIOP A. & MACAYA-LIZANO A., 1973 – Quelques variations du *Pleurotus ostreatus* (Jacq. ex Fr.) Quélet précisées par la culture. *C. R. Acad. Agric.* 59 : 971-976.

CAILLEUX R., DIOP A. & MACAYA-LIZANO A., 1974 – *Pleurotus ostreatus* et formes affines : comportement cultural, influence des sources carbonées et azotées sur le développement mycélien et la fructification. *Mush. Sc.* 9 : 595-606.

COCHRANE V.W., 1958 – *Physiology of fungi*. Wiley, New-York; Chapman et Hall, Londres.

COSTANTIN J., 1921 – Sur la biologie alpestre. *C. R. Acad. Sc.* 175 : 537-540.

COSTANTIN 1923 a – Sur le Pleurote du Chardon bleu de la Vanoise. *C. R. Acad. Sc.* 177 : 849-852.

COSTANTIN J., 1923 b – Sur la récolte et la culture des *Pleurotus* d'*Eryngium*. *C. R. Acad. Sc.* 177 : 921-925.

COSTANTIN J., 1925 a – Nouvelles remarques sur les Pleurotes d'Ombellifères. *Ann. Sc. Nat. Bot.* 10ème série, 7 : 781-792.

COSTANTIN J., 1925 b – Deux stations expérimentales nouvelles de l'Argouane (*Pleurotus Eryngii*). *C. R. Acad. Sc.* 181 : 447-449.

COSTANTIN J., 1925 c – Un cas insoupçonné de pathologie végétale. *C. R. Acad. Sc.* 181 : 485-488.

Source : MNHN, Paris

COSTANTIN J., 1926 a — Tentative d'acclimatation de l'Argouane (*Pleurotus Eryngii*) sur les *Eryngium* et d'autres Ombellifères au nord de la Loire. *Arch. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, 6, 1 : 73-128.

COSTANTIN J., 1926 b — Nouveaux résultats expérimentaux sur la culture de l'Argouane *(Pleurotus Eryngii). C. R. Acad. Sc.* 183 : 1073-1076.

COUVY J., 1970 — Action du froid et des radiations ultraviolettes sur l'induction de la fructification d'*Agaricus bisporus* (Lange) Sing. (= *Psalliota hortensis* Cke). *C. R. Acad. Sc.* 271 : 2102-2105.

COUVY J., 1974 — La fructification d'*Agaricus arvensis* Fries ex Schaeffer en culture pure. Action de la température et de la lumière. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 90 : 81-88.

COUVY J., 1973-1974 — Les facteurs de fructification des Agaricales et plus particulièrement de l'*Agaricus bisporus* (Lange) Sing. *Le Botaniste* 56 : 103-128.

DELMAS J. & COUVY J., 1970 — Contribution à l'étude des processus d'induction de la fructification d'*Agaricus bisporus* (Champignon de couche) : action de quelques facteurs physiques sur la fructification. *C. R. Acad. Agric.* 56 : 1229-1238.

EGER G., 1965 — Was weiss man über Induktion und Bildung von Fruchtkörperanlangen bei Hutpilzen? *Mush. Sci.* 6 : 135-140.

EGER G., 1968 — Untersuchungen zum Problem der Primordienbildung bei Hutpilzen (Agaricales). *Planta Medica*, supplément, Hippokratis Verlag, Stuttgart.

EGER G., 1972 — Experiments and comments on the action of bacteria on sporophore initiation in *Agaricus bisporus. Mush. Sci.* 8 : 719-725.

ELLIOTT T. J., 1972 — Sex and the single spore. *Mush. Sci.* 8 : 11-18.

FLEGG P. B., 1959 — The functions of the compost and casing layer in relation to fruiting and growth of the cultivated mushroom *(Psalliota (Agaricus) hortensis). Mush. Sci.* 4 : 205-210.

GYURKO P., 1972 — Die Rolle der Belichtung bei dern Anbau des Austernseitlings *(Pleurotus ostreatus). Mush. Sci.* 8 : 461-469.

HAYES W. A., RANDLE P. E. & LAST F. T., 1969 — The nature of the microbial stimulus affecting sporophore formation in *Agaricus bisporus* (Lange) Sing. *Ann. Appl. Biol.* 64 : 177-187.

HEIM R., 1960 — Le Pleurote des Ombellifères en Iran. *Rev. de Myc.* 25 : 242-247.

HEIM R. & CAILLEUX R., 1957 — Culture pure et obtention semi-industrielle des Agarics hallucinogènes du Mexique. *C. R. Acad. Sc.* 244 : 3109-3114.

HEIM R. & CAILLEUX R., 1958 — Les caractères culturaux des Agarics hallucinogènes du Mexique. In HEIM R. et WASSON G. : *Les champignons hallucinogènes du Mexique*, Arch. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, 205-245.

HEIM R. & CAILLEUX R., 1967 — Étude complémentaire sur les Psilocybes hallucinogènes du Mexique, formes sauvages et formes culturales. In HEIM R. : *Nouvelles investigations sur les champignons hallucinogènes.* Arch. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris : 123-177.

HEIN I., 1930 — Studies on the mycelium of *Psalliota campestris. Amer. J. Bot.* 17: 197-211.

HOPP H. 1938 — Sporophore formation by *Fomes applanatus* in culture. *Phytopathology* 28 : 356-358.

INGOLD C. T., 1953 — Dispersal in Fungi. Oxford Univ. Press (Clarendon) London and New York.

INGOLD C. T. & NAWAZ M., 1967 — Carbon dioxide and fruiting in *Sphaerobolus. Ann. Bot.* (G.-B.) 31 : 351-357.

KOCH W., 1958 — Untersuchungen über Mycelwachstum und Fruchtköperbildung bei einigen Basidiomyceten *(Polystictus versicolor, Polyporus annosus, Pleurotus ostreatus,* und *Psalliota bispora). Arch. Mikrobiol.* 30 : 409-432.

LABORDE J. & DELMAS J., 1974 — Le Pleurote, un nouveau champignon comestible

Source : MNHN, Paris

cultivé. *Pépiniéristes, Horticulteurs, Maraî chers* 145 : 39-46.

LAMBERT E.B., 1933 — Effect of excess carbon dioxyde on growing mushrooms. *J. Agricult. Res.* 47 : 599-608.

LEVINE M., 1922 — The origin and development of the lamellae in *Coprinus micaceus*. *Amer. J. Bot.* 1 : 343-356.

LOCKARD J.D. & KNEEBONE L.R., 1962 — Investigation of the metabolic gases produced by *Agaricus bisporus* (Lange) Sing. *Mush. Sci.* 5 : 281-299.

LONG T.J., 1962 — The effects of chloramphenicol and 8-azaguanine on normal and abnormal sporocarp development in the mushroom *Collybia velutipes*. *Amer. J. Bot.* 49 : 655.

LONG T.J., 1966 — Carbon dioxyde effect in the mushroom *Collybia velutipes*. *Mycologia* 58 : 319-322.

LONG P.E. & JACOBS L., 1968 — Some observations on carbon dioxyde and sporophore initiation in the cultivated mushroom *Agaricus bisporus* (Lange) Sing. *Mush. Sci.* 7 : 373-384.

LONG W.H. & HARSCH R.M., 1918 — Pure cultures of wood-rotting fungi on artificial media. *J. Agric. Res.* 12 : 32-82.

LUTZ M.L., 1925 a — Sur la spécificité vis à vis de leurs supports des champignons du groupe du *Pleurotus Eryngii*. *C. R. Acad. Sci.* 180 : 1044-1047.

LUTZ M.L., 1925 b — Sur la spécificité de quelques Hyménomycètes épiphytes vis à vis de leur supports. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 41 : 343-357.

LUTZ M.L., 1925 c — Sur une prolifération des carpophores chez le *Pleurotus Eryngii* en culture pure. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 41 : 468.

MACAYA-LIZANO A., 1974-1975 — *Pleurotus ostreatus* (Jacq. ex Fr.) Quélet, formes et espèces affines. Comportement cultural et systématique. *Rev. de Mycol.* 39 : 3-42.

MADELIN M.F., 1956 a — Studies on the nutrition of *Coprinus lagopus* Fr. Especially as affecting fruiting. *Ann. Botany* (G.-B.) 20 : 307-330.

MADELIN M.F., 1956 b — The influence of light and temperature on fruiting of *Coprinus lagopus* Fr. in pure culture. *Ann. Bot.* (G.-B.) 20 : 467-480.

MADER E.O., 1943 — Some factors inhibiting the fructification and production of the cultivated mushroom, *Agaricus campestris* L. *Phytopathology* 33 : 1134-1145.

MANACHERE G., 1970 — Recherches physiologiques sur la fructification de *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr. : Action de la lumière; rythme de production des carpophores. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 12ème série, 11 : 1-96.

MANACHERE G., ROBERT J.C., BRET J.P. & HUGUENEY R., 1974 — Recherches physiologiques sur la fructification de *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr. : Perspectives nouvelles : in Travaux mycologiques dédiés à R. Kuhner. Lyon, Société Linnéenne, 1974. Bulletin spécial : 255-283.

MARSH P.B., TAYLOR E.E. & BASSLER L., 1959 — A guide to the litterature on certain effects of light on fungi : reproduction, morphology, pigmentation and phototropic phenomena. *Plant. Dis. Rep. (U.S.A.)*, suppl., 261 : 251-312.

MICHELI P.A., 1729 — *Nova plantarum Genera juxta Tournefortii methodum disposita.* Tome 73, Florence.

NIEDERPRUEM D.J., 1963 — Role of carbon dioxyde in the control of fruiting of *Schizophyllum commune*. *J. Bacteriol. (U.S.A.)* 85 : 1300-1308.

OFFNER J. & HEIM R., 1924 — Sur un Pleurote des prairies alpines. *C. R. Acad. Sci.* 178 : 412-414.

OFFNER J. & HEIM R., 1925 — A propos du Pleurote des Ombellifères. *C. R. Acad. Sci.* 181 : 809-811.

PERROT E., 1902 — La vente des champignons sur les marchés des différentes villes d'Europe. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 18 : 187-216.

Source : MNHN, Paris

PLUNKETT B. E., 1956 — The influence of factors of the aeration complex and light upon fruit-body form in pure cultures of an Agaric and a Polypore. *Ann. Bot.* (G.-B.) 20 : 563-586.

PLUNKETT B. E., 1961 — The change of tropism in *Polyporus brumalis* stipes and the effect of directional stimuli on pileus differenciation. *Ann. Bot.* (G.-B.) 25 : 206-223.

RAPER J. R. & KRONGELB G. S., 1958 — Genetic and environmental aspects of fruiting in *Schizophyllum commune* Fr. *Mycologia* 50 : 707-740.

REIJNDERS A. F. M., 1963 — *Les problèmes du développement des carpophores des Agaricales et de quelques groupes voisins.* Uitgeverij Dr. W. Junk. Den Haag.

RICHON C. & ROZE E., 1888 — *Atlas des champignons comestibles et vénéneux de la France et des pays circonvoisins.* Octave Doin éd., Paris.

ROBBINS W. J. & HERVEY A., 1960 — Light and the development of *Poria ambigua. Mycologia* 52 : 231-247.

SCHISLER L. C., 1957 — A physiological investigation of sporophore initiation in the cultivated mushroom, *Agaricus campestris* L. Thesis Pennsylvania State U.

STOLLER B. B., 1952 — Abnormal growth and fructification of the cultivated mushroom. *Science* 116 : 320-322.

TABER W. A., 1966 — Morphogenesis in Basidiomycetes; in AINSWORTH G. C. et SUSSMAN A. S., 1966, *The fungi, an advanced treatise*, vol. II : The fungal organism, 387-412. Academic Press, New York et Londres.

TSCHIERPE H. J., 1959 — Die Bedeutung des Kohlendioxyd für den Kulturchampignon. *Die Garbenbauwiss* 24 : 18-75.

TSCHIERPE H. J., 1972 — Ueber Umweltfaktoren in der Champignonkultur. *Mush. Sci.* 8 : 551-591.

TSCHIERPE H. J. & SINDEN J. W., 1964 — Weitere Untersuchungen über die Bedeutung von Kohlendioxyde für Fruktifikation des Kulturchampignons, *Agaricus campestris* var. *bisporus* (L.) Lge. *Arch. Mikrobiol.* 49 : 405-425.

VESSEY E., 1971 — Adatok az ördögszekér laskagomba termesztéséhez. *Miköl. Kölz* 111 : 121-131.

VOLZ P. A. & BENEKE E. S., 1969 — Nutritional regulation of basidiocarp formation and mycelial growth of Agaricales. *Mycopath. et Myc. Appl.* 37 : 225-253.

ZADRAZIL F. & SCHNEIDERIT M., 1972 — Die Grundlagen für die Inkulturnahme einer bischer nicht kultivierten *Pleurotus. Der Champignon* 135 : 25-32.

Source : MNHN, Paris

MYCOFLORE ET MYCOÉCOLOGIE DES STATIONS HALOPHILES DE LORRAINE

II. Évaluation et répartition quantitative de la mycoflore

par P. LECTARD *

RÉSUMÉ. — La répartition quantitative de la microflore fongique des sols halophiles de Lorraine est sous l'étroite dépendance des variations des caractères écologiques qui déterminent aussi une zonation très caractéristique de la végétation phanérogamique. Il apparaît notamment que le taux des chlorures ne semble pas le facteur prépondérant pour expliquer les variations quantitatives observées. La nature asphyxique des sols semble jouer un rôle au moins aussi important, ce caractère étant en relation avec la texture, la durée des périodes de submersions, la densité de la couverture végétale et l'importance de l'enracinement qui en résulte. En dehors de ces deux critères essentiels, le déficit en matière organique souvent constaté, joue également un rôle défavorable dans le développement de la microflore.

SUMMARY. — The quantitative space arrangement of fungal microflora on halophilic soils in Lorraine is under the close dependance of ecological characters variations, which also settle a zoning very characteristic of phanerogamic vegetation. It appears that the chlorides rate is not the preponderant factor to explain the quantitative changes observed. The asphyxiant nature of the soils seems to be at least as important; this character being bonded with texture, lasting of submersion periods, vegetal cover density and the rooting importance resulting. Beside those two essential criterions, the shortage of organic substances - often established - is also a factor impeding the development of microflora.

Le recensement des marais et déserts salés, effectué par CHAPMAN (1960) dans un but phytogéographique, montre la distribution universelle des biotopes halophiles. Pourtant, peu de travaux ont été consacrés à l'étude des micromycètes qui peuvent y subsister ou s'y développer, la plupart des références ayant d'ailleurs trait aux milieux marins ou littoraux. En effet, les études concernant les stations halophiles continentales sont très rares : JAMES (1959) fait

* Faculté des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques de l'Université de Nancy I; et Institut Européen d'Écologie, Université de Metz.

Source : MNHN, Paris

une numération des champignons dans des sols salés canadiens, DUBOST (1968-69) étudie les micromycètes des sols salés de l'Ouest algérien; les travaux des auteurs russes sont peu connus (MISHUSTIN, 1956); LOQUET (1972) compare des sols d'estuaires en France avec des sols halomorphes de Tunisie.

Ces différentes études donnent une image globale de la mycoflore qui peut vivre dans ces milieux. Les conclusions générales sont les suivantes : le nombre d'individus par gramme de terre est relativement faible; cette déficience peut être rapportée à plusieurs facteurs : teneur en chlorures, caractère asphyxique des sols, déficit en matière organique dans les sols non colonisés par les phanérogames. En effet, la végétation joue un rôle primordial, tant par l'apport de matières organiques que par l'amélioration des conditions édaphiques, texture du sol et perméabilité en particulier.

Nous nous proposons d'étudier ici la mycoflore et la mycoécologie des stations halophiles de Lorraine en les rapportant aux paramètres microclimatiques, telluriques et phanérogamiques publiés ailleurs (LECTARD, 1977).

1. MÉTHODE D'ÉTUDE

Nous avons exposé (LECTARD et HAYON, 1974) les méthodes utilisées, tant en ce qui concerne la mycoflore que l'observation des divers critères écologiques.

Nous rappellerons seulement que notre choix s'est arrêté sur la méthode des dilutions dans la version préconisée par GUILLEMAT et MONTÉGUT (1956). Le milieu est un milieu gélosé à base de Maltea (20 g/l) additionné de chloramphénicol (500 mg/l).

Nous n'ignorons pas les critiques faites à la méthode des dilutions, que ce soit à propos de son principe même, ou de l'origine des champignons mis en évidence; nous les avons discutées par ailleurs (LECTARD, 1972). Toutefois, il est apparu que cette méthode était la seule qui permette de multiplier les expérimentations simultanées sous divers groupements halophiles dans une station déterminée et de comparer parallèlement nos résultats à ceux obtenus sous des groupements similaires répartis dans des sites plus ou moins éloignés. Nous pouvons ainsi suivre l'évolution de la mycoflore d'un groupement à l'autre en la rapportant aux variations des critères écologiques et les extrapoler d'une station halophile de référence à d'autres stations disséminées dans notre aire de travail.

Nos prélèvements sont bimestriels dans notre station de référence, trimestriels dans les autres. Les niveaux étudiés sont respectivement le sol en surface («0»), - 5 cm, - 15 cm, - 30 cm, ce dernier niveau n'ayant été observé que dans notre station de référence et seulement, pour des raisons techniques, en dehors des périodes de submersions.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU N° 1 : VARIATIONS QUANTITATIVES DE LA MYCOFLORE TELLURIQUE EN FONCTION DES SAISONS ET DE LA PROFONDEUR SOUS DIVERS GROUPEMENTS PHANÉROGAMIQUES ; STATION (R)

		Sal.	Glyc.	Tri.	F. nu	F. Ast.	Jonc	Agr.
7/69	0 cm	51 000	53 000	67 000	4 400	14 000	430 000	495 000
	- 5 cm	32 000	44 000	38 000	2 700	8 900	370 000	430 000
	- 15 cm	440	920	7 200	320	840	17 000	74 000
	- 30 cm	40	94	180	44	75	1 700	7 100
11/69	0 cm	39 000	48 000	64 000	530	28 000	210 000	260 000
	- 5 cm	27 000	42 000	48 000	14 600	33 000	170 000	190 000
	- 15 cm	190	790	19 000	630	710	9 200	42 000
	- 30 cm	38	90	210	56	71	850	4 200
3/70	0 cm	4 800	2 900	15 000	320	1 900	87 000	98 000
	- 5 cm	3 300	1 400	9 700	910	1 700	78 000	125 000
	- 15 cm	210	560	540	190	390	6 600	48 000
	- 30 cm	45	-	-	-	-	640	2 400
7/70	0 cm	59 000	42 000	46 000	2 300	24 000	380 000	430 000
	- 5 cm	28 000	26 000	210 000	3 800	7 900	290 000	360 000
	- 15 cm	350	840	5 300	560	930	19 000	91 000
	- 30 cm	46	82	140	38	66	2 700	6 800
9/70	0 cm	46 000	51 000	74 000	4 700	39 000	270 000	320 000
	- 5 cm	10 800	37 000	42 000	14 000	36 000	220 000	310 000
	- 15 cm	410	790	14 000	930	1 200	16 000	72 000
	- 30 cm	42	86	170	39	79	1 900	6 200
3/71	0 cm	5 500	3 900	9 700	430	1 100	76 000	86 000
	- 5 cm	3 800	950	7 600	1 400	1 400	97 000	78 000
	- 15 cm	190	660	980	210	350	11 000	14 000
	- 30 cm	42	-	-	-	-	7 400	9 400
7/71	0 cm	61 000	56 000	48 000	6 300	18 000	480 000	440 000
	- 5 cm	26 000	48 000	33 000	4 200	9 800	390 000	360 000
	- 15 cm	470	880	4 700	720	820	26 000	69 000
	- 30 cm	50	86	170	45	69	3 300	7 600

Groupements étudiés. — Sal. : *Salicornia*, Glyc. : *Glyceria*, Tri. : *Triglochin*, F. nu : Fossé sans végétation, F. Ast. : Fossé à *Aster*, Jonc, Agr. : *Agropyrum*. Nombre de champignons rapporté au gramme de terre sèche.

Les numérations ainsi effectuées nous permettent d'établir, pour chaque association phanérogamique dans un site donné, un tableau regroupant les variations du nombre des micromycètes en fonction des saisons et en fonction de la profondeur.

2. EXPRESSION DES RÉSULTATS

La confrontation des divers résultats dans une station déterminée permet de réunir les observations en un tableau général. Le tableau n° 1 est un extrait de celui obtenu à partir des études faites dans notre station de référence (R) les « Petites Salées-Eaux ». Nous avons choisi pour cette présentation quelques valeurs correspondant à des saisons caractéristiques.

Source : MNHN, Paris

La synthèse des diverses études menées dans nos différentes stations est représentée par le tableau n° 2.

Parmi toutes les valeurs relevées, nous avons retenu, pour ce bilan, les numérations extrêmes. Pour chaque groupement d'halophytes, nous indiquons les chiffres entre lesquels varient les résultats lorsque l'on passe d'une station à une autre, ceci aussi bien pour les valeurs maximales, correspondant à la période où la mycoflore est la plus dense (maximum, plus ou moins élevé), que

TABLEAU N° 2 : AMPLITUDE DES VARIATIONS QUANTITATIVES DE LA MYCOFLORE TELLURIQUE EN FONCTION DES STATIONS ÉTUDIÉES ET DES GROUPEMENTS PHANÉROGAMIQUES

		Maximum		Minimum	
		+ élevé	- élevé	+ élevé	- élevé
Nu 3 Stations BLM	0 cm	410-6-M	106-6-B	120-9-M	53-9-B
	- 5 cm	230-6-M	94-6-B	74-9-M	24-9-B
	- 15 cm	110-6-M	8-6-B	32-9-M	5-3-B
Salicornia 5 Stations BFLMR	0 cm	61 000-7-R	4 100-6-B	4 800-3-R	750-3-B
	- 5 cm	32 000-7-R	3 300-6-B	3 300-3-R	350-3-B
	- 15 cm	510-6-L	130-9-F	82-3-B	67-3-F
	- 30 cm	48-5-R		36-1-R	
Glyceria 4 Stations BFLR	0 cm	58 000-9-R	31 000-9-F	2 600-3-F	1 800-3-LB
	- 5 cm	49 000-9-R	27 000-9-F	2 400-3-L	950-3-R
	- 15 cm	1 900-9-L	920-7-R	590-3-B	230-3-F
	- 30 cm	94-9-R		76-3-R	
Triglochin 3 stations BFR	0 cm	94 000-9-R	52 000-9-B	8 700-3-F	7 400-5-R
	- 5 cm	51 000-9-R	33 000-9-F	7 400-3-F	4 300-3-R
	- 15 cm	1 900-9-R	4 900-9-F	920-3-B	540-3-R
	- 30 cm	210-9-R		140-7-R	
Aster 1 Station R	0 cm	41 000-9-R		1 700-5-R	
	- 5 cm	37 000-9-R		1 400-3-R	
	- 15 cm	1 200-9-R		350-3-R	
	- 30 cm	81-9-R		66-7-R	
Scirpus 1 Station L	0 cm	42 000-9-L		1 400-5-L	
	- 5 cm	23 000-9-L		2 900-5-L	
	- 15 cm	1 100-9-L		89-3-L	
Juncus 3 Stations LPR	0 cm	480 000-7-R	320 000-6-L	46 000-1-R	28 000-3-P
	- 5 cm	399 000-7-R	260 000-6-L	52 000-1-R	37 000-3-P
	- 15 cm	26 000-7-R	23 000-6-L	73 000-3-L	43 000-1-R
	- 30 cm	3 300-7-R		360-1-R	
Agropyrum 2 Stations LR	0 cm	495 000-7-R	198 000-6-L	86 000-3-R	36 000-3-L
	- 5 cm	430 000-7-R	141 000-6-L	78 000-3-R	21 000-3-L
	- 15 cm	74 000-7-R	62 000-6-L	14 000-3-R	94 000-3-L
	- 30 cm	7 600-7-R		1 600-1-R	
Althaea 1 Station F	0 cm	83 000-6-F		8 700-3-F	
	- 5 cm	67 000-6-F		5 100-3-F	
	- 15 cm	10 900-6-F		950-3-F	

Stations étudiées. — B : Basse Récourt, F : La Grange Fouquet, L : Lezey, M : Marsal, P : Petits Roseaux, R : Petites Salées Eaux (Référence). Pour chaque valeur : Nombre de champignon/g. de terre sèche - Mois considéré - Station d'observation.

Source : MNHN, Paris

pour les valeurs minimales, impliquant une activité moindre (minimum, plus et moins élevé). Pour chacune de ces quatre valeurs, nous indiquons successivement le nombre de colonies correspondant, le mois d'observation, le sigle désignant la station concernée. Ce bilan est repris pour les différents horizons correspondant au groupement, d'où les quatre séries de chiffres verticaux pour chaque groupement.

3. SYNTHESE DES OBSERVATIONS

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

L'examen de ce tableau permet de dégager les conclusions suivantes :

La salicorne, nous l'avons déjà signalé, présente une grande plasticité qui lui permet de s'adapter, une fois accomplis les premiers stades de son développement, à des conditions écologiques variées. La mycoflore qui l'accompagne ne semble pas avoir cette souplesse puisque les valeurs extrêmes des maxima ou des minima sont fort éloignées. Les numérations les plus importantes correspondent aux conditions les plus favorables, à savoir celles du *Salicornietum* de notre station de référence. Ces chiffres nous serviront de base. Les valeurs les plus basses nous rapprochent de celles observées dans les sols nus.

Les groupements plus hygrophiles que le groupement à salicorne se caractérisent par une mycoflore plutôt moins abondante, au moins pendant la plus grande partie de l'année. Les stations à *Glyceria**, *Aster* et *Scirpus* ont, par exemple, des valeurs minimales inférieures aux valeurs minimales moyennes des groupements à salicorne. Bien que les conditions écologiques soient différentes, les peuplements d'*Aster* et de *Scirpus* offrent des numérations voisines tant pour les maxima que pour les minima. Par contre, les groupements à *Triglochin* se révèlent plus riches que les autres, et même plus riches que les groupements à salicorne voisins.

Les groupements d'halophilie et hygrophilie décroissantes montrent, par rapport aux associations précédentes, un enrichissement très important de la mycoflore. Nous sommes dans des groupements de transition et les conditions écologiques sont éloignées de celles qui caractérisent les groupements précédents. Les groupements à *Juncus gerardii* et à *Agropyrum repens* présentent des numérations voisines dans une même station, mais les valeurs sont différentes d'une station à l'autre. Les sites hébergeant *Althaea officinalis* sont nettement plus pauvres que les groupements précédents.

Les sols dépourvus de végétation constituent des cas particuliers. Ils se caractérisent par une extrême pauvreté de la mycoflore, en rapport avec des conditions écologiques particulièrement sévères, mais de nature différente d'une station à l'autre.

* *G. distans* Wahlb. = *Puccinella distans* (L.) Brl.

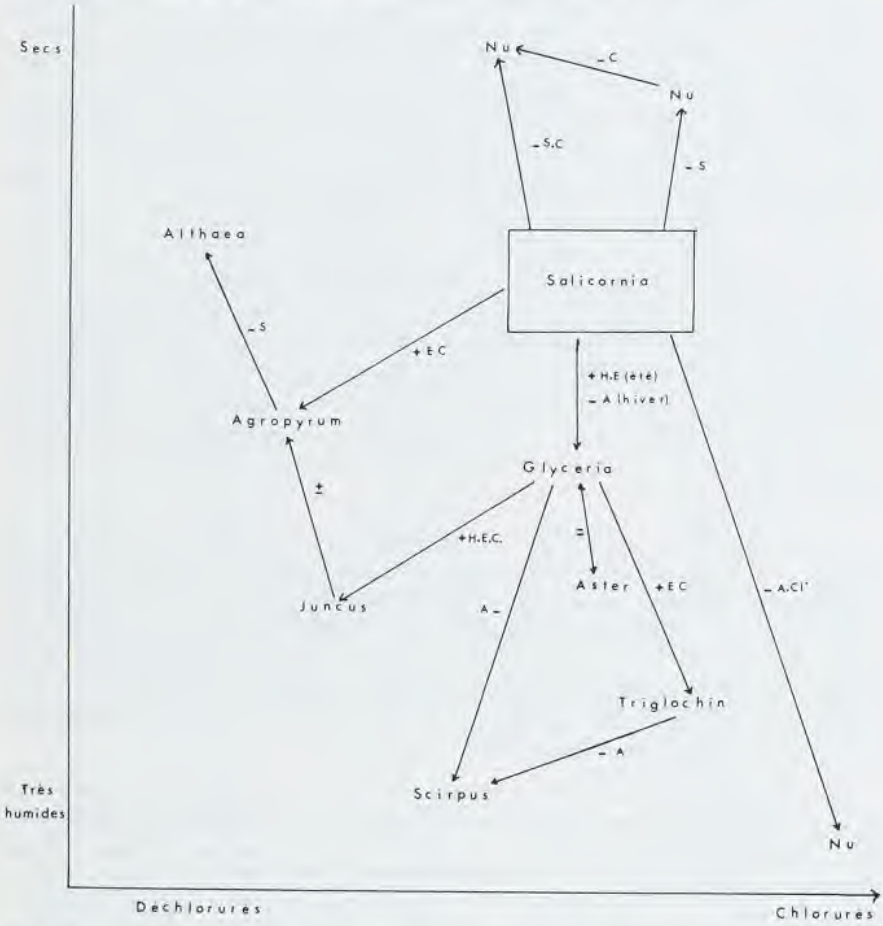
Source : MNHN, Paris

Il semble donc que les règles écologiques établies pour les groupements phanérogamiques (HAYON, 1968) doivent être assouplies et complétées pour dégager les critères qui puissent expliquer de telles variations de la mycoflore tellurique d'un groupement à l'autre et même entre deux groupements similaires. Nous ne trouvons pas en effet de progression quantitative de la mycoflore rigoureusement parallèle au classement initial des groupements.

ÉVOLUTION DE LA MYCOFLORE EN FONCTION DES CRITERES ÉCOLOGIQUES

Rapports critères écologiques - mycoflore :

Fig. 1. — Évolution de la mycoflore en fonction des critères édaphiques.



Mycoflore : + Augmentation, – Diminution. — Facteurs + : E enracinement, H humidité, C mat. organiques +. — Facteurs – : A asphyxie, S sécheresse, cl⁻ chlorures (diminution du taux), C mat. organiques (déficit).

Source : MNHN, Paris

Les différents paramètres écologiques réunis dans cette étude peuvent, selon leurs variations, se répartir en deux groupes :

Les facteurs favorisant le développement de la mycoflore sont l'humidité (H), la diminution du taux de chlorures (Cl^-), l'enracinement des plantes structurant mieux le sol (E), l'augmentation du taux de matières organiques (C).

Les facteurs défavorables, pouvant donc entraîner une réduction du nombre d'individus, sont : la nature asphyxique du sol (A), la sécheresse (S), l'augmentation du taux de chlorures, un déficit en matières organiques.

En faisant intervenir ces différents critères, nous pouvons tenter d'interpréter les variations quantitatives de la mycoflore, variations qui sont les résultantes de leurs interactions.

La figure n° 1 situe les groupements phanérogamiques halophiles par rapport aux critères de chloruration et d'humidité des sols.

Le passage d'un groupement à l'autre se traduit par une augmentation (+) ou une diminution (-) du nombre de champignons, rarement par une variation trop faible pour être interprétable (=) ou discordante (γ) d'un site à l'autre.

Valeurs de base : les groupements à salicorne :

Nous prendrons comme valeurs de base celles observées sous les groupements à *Salicornia ramosissima*, puisque cette plante est la plante type des sites halophiles.

Les valeurs les plus faibles de la mycoflore correspondent aux termes de passage vers les sols dépourvus de végétation et seront discutées en même temps.

Pour les autres relevés effectués sous des *Salicornietum*, les critères écologiques correspondent à une assez forte chloruration, un sol relativement sec la majeure partie de l'année, un sol à granulométrie fine mal structuré par une végétation peu dense à très faible enracinement.

Évolution vers l'hygrophilie :

Cette évolution se traduit par une réduction du nombre d'individus, sauf sous *Triglochin maritimum*.

La réduction (-) lors du passage *Salicornia-Glyceria* correspond à une chloruration moindre, une humidité plus importante, deux facteurs favorables qui sont annihilés par la présence de submersions plus fréquentes dans les stations à *Glyceria*, une granulométrie plus fine. Le phénomène qui semble prépondérant est le facteur asphyxique (A) qui résulte de la combinaison d'une texture très fine avec des submersions fréquentes. En effet, si nous considérons les variations saisonnières, nous constatons qu'en hiver et pendant toutes les périodes de submersions, la mycoflore est moins dense sous *Glyceria* que sous *Salicornia*. Par contre, en fin de période estivale (septembre), la mycoflore est, sous *Glyceria*, quantitativement comparable à celle trouvée au niveau du *Salicornietum* au moment (juin) où celui-ci est le plus riche en champignons; l'hu-

Source : MNHN, Paris

midité maintenue en été sous le couvert de *Glyceria* est alors un facteur favorable auquel se joint, pour les horizons les plus profonds, un enracinement plus important (en été + H, E).

Ce facteur asphyxique a une influence accrue lorsque l'on passe au peuplement réalisé par *Aster tripolium*. En effet les submersions sont plus prolongées, ces peuplements existant dans des fossés de drainage. Le recouvrement étant faible, le sol se déshydrate rapidement en été. A chloruration voisine des deux associations, on observe malgré tout une diminution de la mycoflore.

Au terme ultime étudié, le scirpe, submergé la majeure partie de l'année, s'accompagne d'une flore équivalente à celle observée sous *Aster*, du moins quand les périodes de sécheresse se prolongent, inférieure si les submersions apparaissent plus précocement. La faible chloruration du sol sous *Scirpus maritimus* a une importance mineure vis à vis du facteur asphyxique.

Les fossés occupés par *Triglochin maritimum* évoluent différemment. Submergés selon un rythme voisin des fossés à *Aster tripolium*, ils conservent, en période sèche, un taux d'humidité plus élevé. Le sol est mieux structuré par l'enracinement de la plante. Le taux de matières organiques est supérieur. Plusieurs facteurs favorables à un meilleur développement de la mycoflore se trouvent réunis. Le taux moyen de chlorures est légèrement supérieur à celui observé sous la salicorne, mais subit moins de variations saisonnières. En outre l'étude des espèces isolées montre une modification de la distribution selon les saisons. En hiver, on note la prédominance de *Fusarium oxysporum* qui semble s'accommoder des conditions asphyxiques réalisées lors des submersions; en été, *Acremonium persicinum* est l'espèce la plus abondante.

Évolution vers les groupements d'halophilies et d'hygrophilies décroissantes

Le passage vers ces groupements se traduit par une augmentation du nombre global d'individus, avec une prédominance pour les jonçaies. Le taux d'humidité y est favorable, avec des variations de moins grande amplitude que sous les groupements précédents; la structure du sol est améliorée par la grande densité du réseau de racines; en outre on note un taux de matières organiques important. Le facteur sel est ici négligeable. Par contre, si l'on progresse vers des stations plus sèches, on assiste à une diminution de la densité de la population fongique, qui devient même très marquée en ce qui concerne les buttes à *Althaea officinalis*. Ici le facteur humidité semble prépondérant, favorisant le jonc par rapport à l'*Agropyrum*, l'emportant sur le facteur chloruration, légèrement supérieur dans la jonçaie. La sécheresse des buttes à *Althaea* nuit à une bonne extension des champignons.

Cas particulier : les sols dépourvus de végétation

Les sols nus sont exceptionnels dans nos sites halophiles. Ils ne sont pas semblables, certains sont très secs, d'autres très humides. Ils jouxtent les groupements à *Salicornia ramosissima*. Le passage de la salicorne aux sols nus s'accompagne toujours d'une chute importante des numérations. Selon le type de sol

Source : MNHN, Paris

nu considéré, les critères écologiques jouent différemment.

Vers les sols secs, le caractère asphyxique s'estompe car à la diminution du taux d'humidité se joint une texture plus grossière. Le facteur sécheresse est ici prédominant. Il s'y ajoute dans certains cas (Basse-Récourt, B) un déficit très accentué en matières organiques qui accentue encore plus le caractère hostile de ces sols.

Par contre, l'évolution vers les sols nus humides observés à Marsal (M) est sous la double dépendance du sel et de l'humidité. Nous avons en effet un sol hypersalé, très humide car la nappe phréatique est toujours très proche et affleure même, en surface, sous forme d'un suintement salé. Toutefois, quantitativement, la mycoflore supporte mieux ces conditions que celles réalisées au niveau des sols nus et secs.

VARIATIONS EN PROFONDEUR, STRATIFICATION

La distribution verticale de la mycoflore montre un appauvrissement rapide à mesure que l'on étudie des horizons plus profonds.

Les caractères asphyxiques observés en surface dans la plupart des sols s'accentuent avec l'éloignement de la surface. L'enracinement tempère de manière importante ce caractère. La mycoflore s'appauvrit moins rapidement sous les associations présentant un enracinement profond et dense; c'est ainsi que sous *Glyceria*, à 15 et à 30 cm, on observe une mycoflore plus abondante que sous la salicorne voisine. La plante peut elle-même intervenir à ce niveau par ses excrétions radiculaires.

Le facteur sel est ici négligeable; les horizons profonds se montrent généralement moins salés que les horizons superficiels et le taux de chlorures varie peu, contrairement à ce qui se passe en surface.

VARIATIONS SAISONNIERES

La population fongique subit des variations saisonnières. Les valeurs minimales sont observées en hiver et presque constamment au mois de mars. Par contre, nous observons deux possibilités pour les maxima.

Dans les stations peu hygrophiles, ne subissant pas de submersions, mise à part la présence très temporaire et occasionnelle d'eaux stagnantes, nous notons une densité maximale en début d'été (juin-juillet selon le rythme de visite des stations). Par contre, les stations submergées de façon plus ou moins durable présentent un maximum d'individus en fin d'été (septembre).

Il semble que le maintien prolongé des conditions extrêmes réalisées lors des submersions hivernales entraîne, malgré une température ambiante favorable, un retard du réveil de la mycoflore; il favorise en revanche le maintien en été d'un taux d'humidité plus convenable, permettant un développement estival

Source : MNHN, Paris

(comparaison *Salicornia-Glyceria*).

Les sols nus évoluent différemment : dans ces sites, les conditions estivales dures font décroître très rapidement le nombre de champignons, et l'on note un premier minimum en septembre. Le retour vers les conditions plus favorables au développement des micromycètes déclenche une certaine activité avant la diminution hivernale.

4. CONCLUSIONS

De cette étude de la répartition quantitative de la mycoflore des stations halophiles lorraines, il ressort que le facteur sel qui pourrait de prime abord sembler prépondérant, n'est pas seul en cause. La nature asphyxique des marais salés a un rôle pour le moins aussi important. Si l'augmentation du taux de chlorures et le caractère asphyxique agissent dans le même sens, entraînant une diminution considérable du nombre de champignons, ces deux facteurs peuvent jouer indépendamment. A chloruration voisine, le sol le moins asphyxique héberge le plus de micromycètes; par contre, un sol plus chloruré est plus riche en individus si le caractère asphyxique est estompé. Le caractère asphyxique plus ou moins marqué est en relation avec la texture du sol, son taux d'humidité, l'enracinement des plantes, autant de facteurs qui jouent de façon différente d'un groupement phanérogamique à l'autre.

En dehors de ces deux critères essentiels, la sécheresse du sol, un déficit en matières organiques peuvent aussi jouer un rôle dans certains types de sols.

BIBLIOGRAPHIE

DUBOST D., 1968 — Les champignons des sols salés de l'Ouest algérien, I - Caractères généraux. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord* 57 : 9-28.

DUBOST D., 1969 — Les champignons des sols salés de l'Ouest algérien, II - Tolérance au ClNa. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord* 57 : 130-144.

CHAPMAN V. J., 1960 — *Salt Marshes and Salt Deserts of the World.* Coll. Plant Sci. Monogr., Interscience publishers Inc., New York, 392 p.

GUILLEMAT J. & MONTÉGUT J., 1956 — Contribution à l'étude de la microflore fongique des sols cultivés - I - II - III. *Ann. des Epiphyt.* 7 : 472-540.

HAYON J. C., 1968 — Recherches phytoécologiques sur les marais salés de la Lorraine. Thèse Doct. Sciences, Nancy.

JAMES N., 1959 — Plate counts of bacteria and fungi in a saline soil. *Can. J. Microbiol.* 5 : 431-439.

LECTARD P., 1972 — Mycoflore et Mycoécologie des stations halophiles de Lorraine. Thèse Doctorat d'Etat Pharmacie, Nancy.

LECTARD P., 1977 — Mycoflore et Mycoécologie des stations halophiles de Lorraine, I - Caractères écologiques des stations halophiles de Lorraine. Sous presse.

Source : MNHN, Paris

LECTARD P. & HAYON J.C., 1974 – Recherches d'une méthode d'approche en mycoécologie : Application à l'étude des sols halophiles lorrains. *Bull. Assoc. dipl. microbiol. Fac. Pharmacie*, Nancy, 133 : 10-31.

LOQUET M., 1972 – Contribution à l'étude pédobiologique des sols halomorphes. Estuaires de l'Orne et de la Somme. Chott el Djerid (Sud Tunisien). *Bull. Soc. Ecol.* 3 : 71-86.

MISHUSTIN E. N., 1956 – La science des associations microbiennes du sol et son développement. *6ème Congrès int. Sci. Sol*, Paris, III, 24.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ÉVOLUTION DE LA MICROFLORE DU POIS EN FONCTION DES CONDITIONS DE STOCKAGE

par M. J. CHARPENTIÉ *, J. POISSON et B. CAHAGNIER **

RÉSUMÉ. — L'étude de la nature et de l'évolution de la microflore des pois fourragers en cours de stockage, a été abordée en raison des préjudices que l'activité des microorganismes est susceptible de causer aux stocks. Ces risques sont d'autant plus importants que la production métropolitaine va en s'accentuant. Une meilleure connaissance de la composition et du comportement de la population microbienne des pois après récolte s'est donc avérée nécessaire pour dégager les caractéristiques de stockage compatibles avec une conservation satisfaisante des graines.

Des essais de stockage de graines de pois sèches à la récolte (teneur en eau 12%), ont été effectués en atmosphère non renouvelée, à 20°C, sous des humidités relatives (H. R.) de 65,5%, 80,5% et 93,5%.

Les résultats des dénombrements des germes microbiens obtenus au cours des essais ont permis d'établir les courbes isohydres d'évolution des microorganismes en fonction de la durée du stockage : dans les conditions expérimentales réalisées, il n'y a pas de multiplication bactérienne sauf, en cours de stockage, sous H. R. 93,5%. Les moisissures régressent dans le lot le plus sec et se multiplient d'autant plus que la teneur en eau est élevée. A partir des courbes d'évolution de la pollution fongique, il a été possible d'établir qu'aux humidités relatives égales ou inférieures à 80,5%, la durée de conservation des pois est au moins égale à 9 mois (durée des essais).

D'après les résultats de l'enquête floristique, la composition de la microflore des pois à la récolte est semblable à celle des autres graines ramassées à la même période, à des degrés de siccité voisins.

SUMMARY. — The evolution of external and internal microflora of lots of fodder peas incubated at 20°C under three different relative humidities (65,5%, 80,5% and 93,5%) in non renewable atmosphere was quantitatively and qualitatively followed during 9 months. Practical conclusions pertaining to possible grain stocking period are obtainable. The extent of grain conservation time for the various tested conditions is deduced from moulds evolutionary isothermal curves.

* Laboratoire de Cryptogamie du M.N.H.N., 12 rue de Buffon, 75005 Paris. — L.A. N° 257 (C.N.R.S.).

** Station de Biochimie et Physicochimie des Céréales, Unité de Microbiologie, I.N.R.A., 16 rue Nicolas Fortin, 75013 Paris.

REVUE DE MYCOLOGIE, TOME 40 (1976).

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Les Légumineuses protéagineuses métropolitaines telles que le pois (*Pisum sativum*) et la féverole (*Vicia faba minor*), sont susceptibles de prendre une place de plus en plus importante dans l'alimentation des animaux.

Les problèmes d'ordre microbiologique posés par le stockage de grosses quantités de graines de pois n'ont pas encore été abordés. Cependant le pois fourrager, comme toute autre graine, peut devenir le siège d'altérations d'origine microbienne au cours du stockage. En effet la microflore des graines, par sa seule présence, son éventuel développement et son activité métabolique, contribue souvent, pour une large part, à la diminution de la valeur technologique, nutritionnelle ou hygiénique des graines. (SPICHER 1962, CHRISTENSEN 1965, POISSON & CAHAGNIER 1974).

Seule, à notre connaissance, la microflore de plusieurs variétés de pois récoltées dans les régions subtropicales et tempérées de l'Inde, a fait l'objet d'un inventaire (HAWARE, 1971). *Fusarium* et *Rhizopus* dominent sur toutes les variétés et sont associés à *Alternaria, Aspergillus, Mucor.*

Une grande partie des documents concernant la microflore des pois, est relative aux maladies cryptogamiques. Elle est étudiée par de nombreux auteurs pour rechercher des moyens de lutte contre la propagation des parasites, ceux-ci pouvant être véhiculés par la semence (MESSIAEN, 1975). Par ailleurs, VERONA (1963) étudie la microflore de la graine en raison de son influence sur l'environnement ultérieur de la radicule pendant le développement de la plantule.

L'influence des moisissures sur la dégradation du pouvoir germinatif des graines au cours du stockage, a été étudiée par FIELDS et KING (1962), qui ont inoculé des graines de pois avec divers *Aspergillus (flavus, ruber, candidus, restrictus, amstelodami)*. Ils ont ainsi montré que la réduction de la capacité de germination est due aux champignons de stockage et non à quelque processus métabolique du grain lui-même.

L'altération des graines de pois par les moisissures a été plus précisément étudiée en ce qui concerne l'*Aspergillus ruber* (HARMAN, 1972). L'auteur a mis en évidence, extrait et purifié une toxine produite par cet hyphomycète très fréquent sur les grains en stockage. Cette toxine induit la nécrose de l'axe embryonnaire de la graine et fait ainsi décroître considérablement l'aptitude à la germination.

D'autres espèces d'*Aspergillus* (des groupes *glaucus, restrictus* et *flavus*) ont été testées en vue de déterminer leur pouvoir phytopathogène envers le pois en stockage et de délimiter les sites possibles d'infection à l'intérieur de la graine (HARMAN & PFLEGER, 1974). On a démontré également la présence, dans l'embryon, de substances capables d'inhiber la sporulation de *Fungi Imperfecti*, en particulier d'*Alternaria alternata* (PFLEGER & HARMAN, 1975).

Source : MNHN, Paris

L'évolution de cette microflore est sous la dépendance, entre autres facteurs, des conditions écologiques du stockage : teneur en eau des grains, température et composition de l'atmosphère des entrepôts (SPICHER, 1962, CHRISTENSEN 1965, POISSON & CAHAGNIER, 1974). L'isotherme de sorption de vapeur d'eau à 24°C (MULTON & GADET, 1976) de la graine de pois, donne en première approximation, des indications sur les conditions hydriques de stockage permettant de maintenir les graines à l'abri d'un développement microbien (fig. 1) : en dessous d'une humidité relative (H. R.) de 62,5% - teneur en eau correspondante des graines de pois 12,2% - il y a blocage de tout développement microbien. Entre H.R. = 70% et H.R. = 80% - teneurs en eau des graines voisines de 14% et 17% -, la flore dominante devrait être essentiellement composée d'*Aspergillus*. Aux humidités égales ou supérieures à 90% - teneurs en eau des graines égales ou supérieures à 21% - des *Penicillium*, des levures et des bactéries sont susceptibles de se développer.

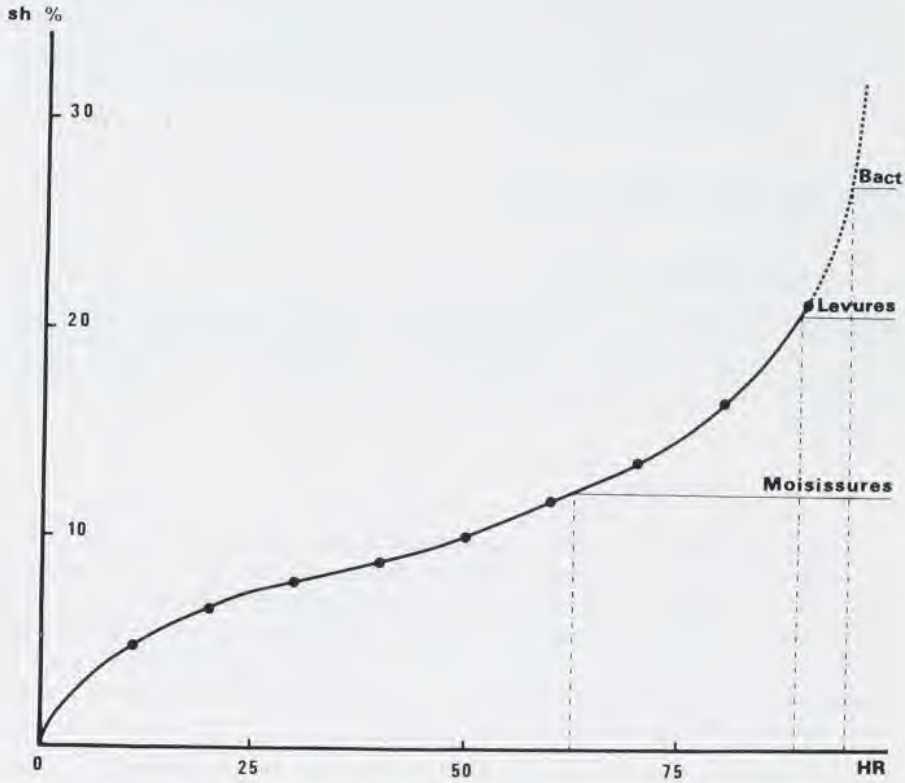


Fig. 1. — Isothermes de sorption de vapeur d'eau des graines de pois à 24°C montrant les zones de développement des microorganismes. Abscisse : Humidités Relatives (H. R.), en %; Ordonnée : teneurs en eau correspondantes de la graine, en % de la substance humide (s. h.).

Source : MNHN, Paris

Mais dans la zone hydrique de développement des microorganismes, l'isotherme de sorption de vapeur d'eau ne fournit pas d'indications précises sur la vitesse de colonisation des graines, vitesse dont dépend cependant la durée de leur bonne conservation. C'est pourquoi, nous nous sommes attachés à suivre l'évolution de la microflore interne et externe des bactéries et des moisissures des graines de pois au cours d'un stockage. Les conditions hydriques réalisées, limitées à 3 dans un premier temps, sont choisies en vue de préciser les durées de conservation à une température de 20°C.

CONDITIONS EXPÉRIMENTALES ET MÉTHODES D'ANALYSE

A. MATÉRIEL BIOLOGIQUE UTILISÉ

Pois fourrager de printemps - Variétés ASSAS M3 - cultivé à la station expérimentale de la Minière (Versailles) avec de l'avoine - variété de printemps moyen court - dont les tiges servent de support aux plants de pois. Les graines de pois sont séparées des caryopses d'avoine par tamisage, puis mises en expérimentation sans aucun séchage préalable. Leur teneur en eau est de 11,64% de la substance humide (masse totale de la graine).

B. PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

1. Homogénéisation des lots.

Avant le début de chaque essai, le lot de pois est homogénéisé pendant 30 min. dans un mélangeur cubique tournant autour d'un de ses axes à raison de 64 tours/min., toutes précautions étant prises pour éviter une contamination secondaire.

2. Stockage des graines.

Trois kilogrammes de graines sont répartis dans des sachets en maille de polyamide suspendus dans des enceintes en verre d'une capacité de 10 litres (à raison de 100 g par sachet et de 1 kg par enceinte) fermées de façon non étanche. Les enceintes sont thermorégulées à 20 ± 1°C et les humidités relatives (H. R.) de l'air y sont maintenues constantes à 65,5%, 80,5% et 93,5% suivant les cas, par mise en équilibre hydrique avec des solutions saturées de NH_4NO_3, $(NH_4)_2 SO_4$ et KNO_3 respectivement.

Les conditions ainsi réalisées permettent d'explorer 3 zones hydriques différentes concernant le stockage : l'une où les graines sont à l'abri d'un développement microbien (65,5%), une autre où les graines sont lentement colonisées par les moisissures (80,5%) et une troisième où les graines sont le siège d'une multiplication rapide des moisissures, des levures et même des bactéries (93,5%).

Source : MNHN, Paris

C. MÉTHODES D'ANALYSE UTILISÉES

1. Détermination de la teneur en eau des graines.

Le dosage s'effectue sur 10 g de graines de pois entières, par un séchage de 35 heures à 130°C. Les résultats sont exprimés en % de la substance humide.

2. Détermination de la population microbienne des graines.

a) La méthode générale (MUSKETT & MALONE, 1941), dite méthode d'Ulster, est appliquée dans son principe aux graines entières de pois : 100 graines, telles quelles, non désinfectées en surface, sont déposées aseptiquement 5 par 5 dans des boîtes de Pétri contenant 15 cm^3 de milieu - milieu au malt : (20 g d'extrait de malt cristallisé, 18 g d'agar, 1000 cm^3 d'eau distillée) et milieu pour germes osmophiles (20 g d'extrait de malt cristallisé, 200 g de saccharose, 12 g d'agar, 1000 cm^3 d'eau distillée) - l'incorporation d'un antibiotique (oxytétracycline) est indispensable pour inhiber la multiplication des bactéries qui gêneraient le développement des moisissures. Après 7 j. d'incubation à 24°C, les colonies de moisissures développées sont dénombrées et identifiées. Les résultats sont exprimés en nombre de germes (colonies) pour 100 graines.

b) en l'absence de méthode de référence concernant l'inventaire de la microflore totale (interne et externe) des graines de pois, nous avons adopté la méthode appliquée au maïs (POISSON & CAHAGNIER, 1972). Elle consiste à préparer une suspension mère par broyage aseptique des graines dans un diluant et à dénombrer les microorganismes ainsi mis en suspension. Environ 100 g de pois sont prélevés puis pesés exactement à 0,1 g près et versés aseptiquement dans un bol mixer (Waring Blendor), contenant 400 cm^3 de diluant stérile (NaCl : 9 g, bactopeptone : 1 g, tween : 80 0,033 g, eau distillée sur verre q. s. p. 1000 cm^3 à pH 7). Après 20 min. de trempage destiné à revivifier les microorganismes et ramollir les graines, celles-ci sont broyées dans le diluant pendant 1 min. 1/2 à la vitesse de 20 500 tours par minute.

Le dénombrement des microorganismes en suspension est effectué d'après la méthode des dilutions décimales, suivies d'ensemencement sur milieux de culture en boîte de Pétri. Les milieux utilisés sont : la «gélose pour dénombrement» (norme AFNOR V08-011) pour les bactéries et les mêmes que ci-dessus pour les moisissures. Après la période d'incubation nécessaire : 72 h ± 3 h à 30°C pour les bactéries et 5 à 7 jours à 24°C pour les moisissures, les colonies formées sont dénombrées et identifiées jusqu'à l'espèce. Les résultats sont exprimés en nombre de germes par gramme de pois.

Source : MNHN, Paris

RÉSULTATS OBTENUS

A. ÉVOLUTION DE LA TENEUR EN EAU EN FONCTION DES CONDITIONS DE STOCKAGE (Fig. 2).

La teneur en eau des graines augmente d'autant plus rapidement que l'humidité relative est plus élevée. Sous H. R. = 93,5%, la teneur en eau d'équilibre, atteinte entre le 3ème et le 6ème mois de stockage, est voisine de 28%. Sous H. R. = 80,5%, la teneur en eau d'équilibre est proche de 18%. Sous H. R. = 65,5%, il y a une réhumidification beaucoup plus lente des graines, leur teneur en eau passant de 12% à 14,5% en 3 mois. Ces valeurs sont très voisines de celles qui sont atteintes par des graines de féverole stockées dans les mêmes conditions.

Les valeurs de teneur en eau calculées au cours du stockage sont légèrement inférieures à celles qui sont indiquées par l'isotherme (24°C) de sorption de vapeur d'eau; ceci est normal puisque la température de stockage n'est que de 20°C.

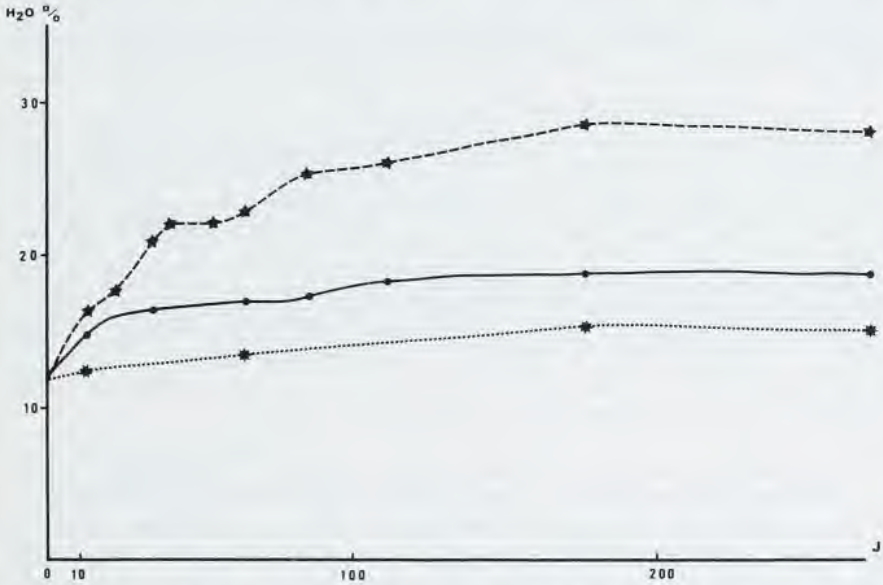


Fig. 2. — Évolution de la teneur en eau des pois stockés à 20°C en atmosphère non ventilée sous des H. R. de 65,5% . . . ., 80,5% ——, 93,5% - - - - -. Abscisse : durée de stockage en jours; Ordonnée : teneur en eau des pois, en % de la substance humide.

B. ÉVOLUTION DES BACTÉRIES EN FONCTION DES CONDITIONS DE STOCKAGE (Fig. 3).

Sous les humidités relatives les plus élevées, le nombre de bactéries régresse au début des essais, puis il augmente rapidement sous H. R. = 93,5% et se trouve

Source : MNHN, Paris

ainsi multiplié par 200 environ entre le 3ème et le 4ème mois, tandis qu'il continue à décroître lentement jusqu'à la fin du stockage sous H. R. = 80,5%. Sous H. R. = 65,5%, le nombre de bactéries est plus stable au début que dans les cas précédents, puis il diminue lentement, restant supérieur au nombre de bactéries du lot stocké sous H. R. = 80,5%.

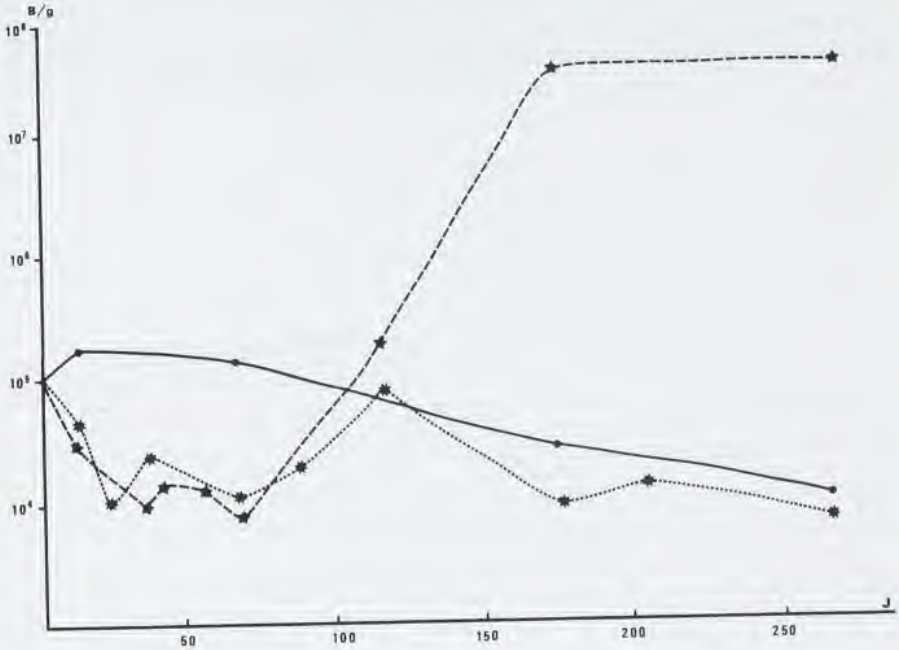


Fig. 3. — Évolution quantitative des bactéries des pois en fonction des conditions hydriques de stockage, réalisées à 20°C en atmosphère non ventilée : 65,5% . . . ., 80,5% ——, 93,5% - - - - -. Abscisse : durée de stockage en jours; Ordonnée : nombre de bactéries par gramme de pois.

C. ÉVOLUTION DE LA MYCOFLORE EN FONCTION DES CONDITIONS DE STOCKAGE

1. Levures

Au début des essais, les levures sont représentées par *Rhodotorula* sp. et surtout *Debaryomyces hensenii* dont la présence s'explique par son abondance sur les caryopses d'avoine au moment de la récolte. Le nombre de levures, initialement voisin de 3000 par gramme de graines, diminue au cours du stockage dans toutes les conditions réalisées.

Source : MNHN, Paris

2. Moisissures

a) Évolution quantitative globale

Le milieu au malt ayant permis une évaluation numérique plus importante et une meilleure mise en évidence de la diversification de la flore que le milieu osmophile, seuls les résultats obtenus à partir du milieu au malt sont donnés à titre d'exemple et illustrés par la fig. 4 (dénombrements effectués d'après la méthode des dilutions). Au début de l'expérimentation, le lot de pois renferme 140 germes de moisissures en moyenne pour 100 graines (d'après la méthode d'Ulster) et 2760 germes par gramme de graines (d'après la méthode des dilutions).

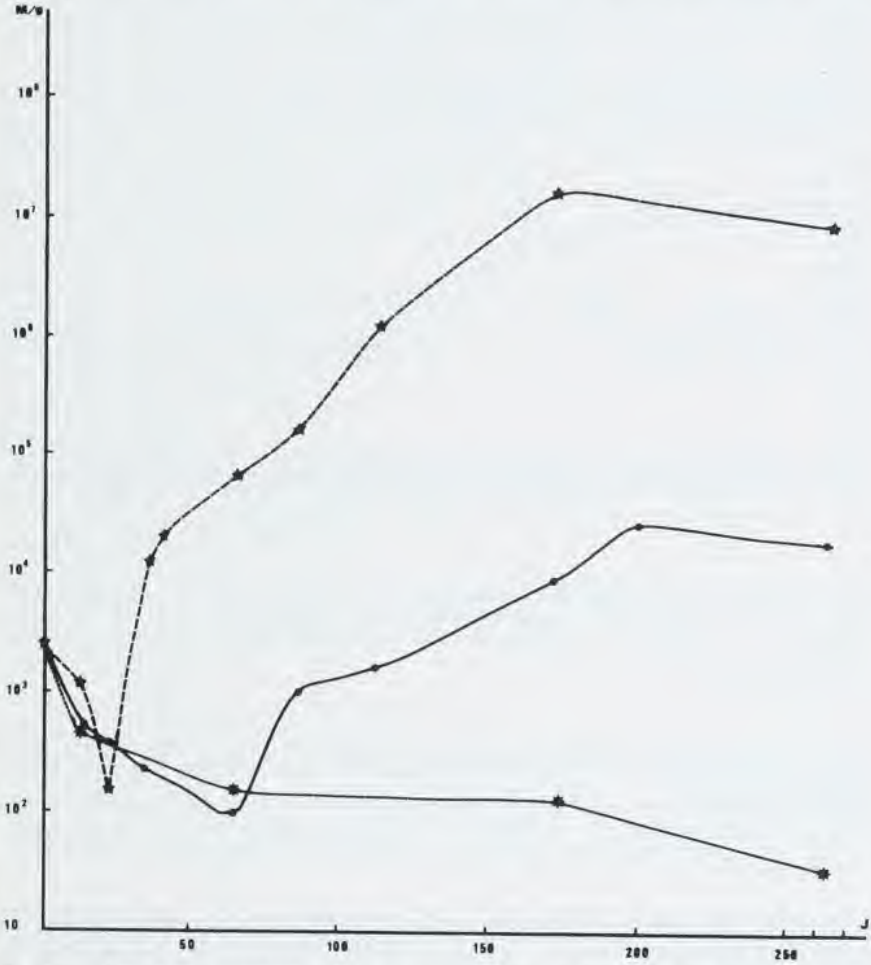


Fig. 4. — Évolution quantitative des moisissures des pois en fonction des conditions hydriques de stockage réalisées à 20°C en atmosphère non ventilée : 65,5% . . . ., 80,5% ——, 93,5% - - - - -. Abscisse : durée de stockage en jours; Ordonnée : nombre de germes de moisissures par gramme de graines broyées (essai sur milieu au malt).

Source : MNHN, Paris

Au début des essais, les moisissures régressent dans les 3 conditions réalisées; ceci s'explique par la diminution progressive des «espèces du champ».

Ensuite, sous l'humidité relative la plus faible (65,5%), cette tendance se poursuit pendant toute la durée du stockage, alors qu'aux humidités plus élevées (80,5% et 93,5%) les moisissures du stockage prennent leur essor; leur développement est d'autant plus précoce et rapide que l'humidité est plus forte : par exemple, le nombre de germes augmente après environ 3 semaines de stockage sous H.R. = 93,5% et après 2 mois environ sous H.R. = 80,5%; au bout de 6 mois, le nombre de moisissures par gramme de pois est 1800 fois plus élevé dans le premier cas que dans le second.

	Durée stockage	*Ascochyta*	*Botrytis*	*Fusarium poae*	*Clad. clad.*	*Alternaria*	*Pen. brev.*	*Pen. raist.*	*Asp. repens*	*Asp. versicolor*
95% H.R.	9 j	×	++	+		++		+	+++	
	23 j		++	++	+++	++	+		++	
	35 j	+		+	++	++	+++	+	+++++	
	55 j			+				+++	++++	
	65 j	+	+	+	+	+		+	+++++	
	86 j	+	+	+		+	+	++++	++	
	112 j	+				+		++	++	
	175 j			+				+++	++	+
80% H.R.	9 j	×	++	+	+++	++		+	+++	+
	35 j	+	+	++	+++	++	+		++	+
	65 j	+	+	+	+	+		+	+	+
	86 j	+	+	+	++	++	*A. ruber*	+	++	+
	112 j	+	+	+	+	++	++	+	++++	+
	175 j	+	+	+	++	+	++	+	++++	
	215 j	+	+	+	+++	+	+++++	+	+++	+
72% H.R.	9 j	×	++	+	+++	++		+	+++	+
	65 j	+	+	+	++	++		+		+
	175 j	+	+	+	++			++	+	
	277 j	+	+		+	+		+	+	

Tableau A. – Évolution quantitative des principales espèces de moisissures de pois en fonction des conditions hydriques de stockage réalisées à 20°C en atmosphère non ventilée (Ulster). Pourcentage de graines contaminées par l'espèce considérée : + : de 0 à 20%, ++ : de 20 à 40%, +++ : de 40 à 60%, ++++ : de 60 à 80%, +++++ : de 80 à 100%.

Source : MNHN, Paris

b) Évolution qualitative

a) Nature de la population initiale :

Les moisissures prédominant initialement dans le lot de pois sont, d'après la méthode d'Ulster : *Cladosporium cladosporioides* et *Cl. herbarum, Alternaria alternata, Botrytis cinerea, Fusarium poae, Aspergillus repens,* et *Penicillium raistrickii* (ces deux dernières espèces, sur les graines à la récolte, se présentent habituellement très discrètement).

D'autres espèces se manifestent avec une moindre importance : *Ascochyta pinodella, Epicoccum purpurascens, Aspergillus niger, A. versicolor, A. candidus, A. fumigatus, A. oryzae, A. ruber, Penicillium brevicompactum, P. viridicatum, P. citrinum, P. cyclopium, P. piceum, P. crustosum, Aureobasidium pullulans,*

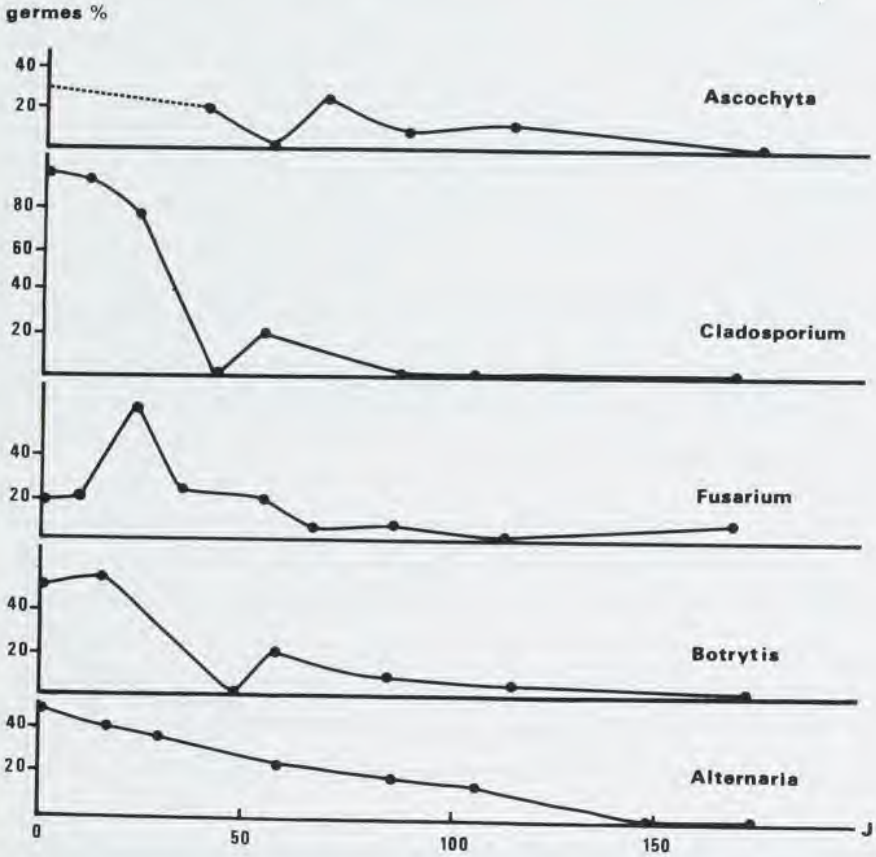


Fig. 5. — Évolution des principales espèces de la microflore «du champ» des graines de pois, en fonction de la durée d'un essai de stockage réalisé à 20°C en atmosphère non ventilée sous l'H. R. de 93,5% (Ulster). Abscisse : durée de stockage en jours; Ordonnée : nombre de germes de moisissures pour 100 graines.

Source : MNHN, Paris

Absidia repens, Mucor mucedo, Rhizopus nigricans, Trichoderma harzianum, Gliocladium flavum, Trichothecium roseum, Verticillium fungicola, Tritirachium roseum, Phoma sp.

Ces observations sont confirmées, dans l'ensemble, par l'analyse effectuée d'après la méthode des dilutions, bien qu'*Aspergillus repens* et *Penicillium raistrickii* ne figurent plus parmi les dominantes. La très grande hétérogénéité de la répartition des espèces entre les graines pourrait être la cause de cette divergence.

β) Évolution de la répartition des espèces :

Le tableau A et les figures 5 et 6 A et B illustrent les variations quantitatives des principales espèces de moisissures au cours du stockage.

— Sous H. R. = 93,5 %

D'après la méthode d'Ulster, parmi les éléments dominants de la flore du champ, *Ascochyta* et *Fusarium* se maintiennent, tandis qu'*Alternaria* et surtout *Cladosporium* diminuent et que les espèces de stockage se développent. (cf.

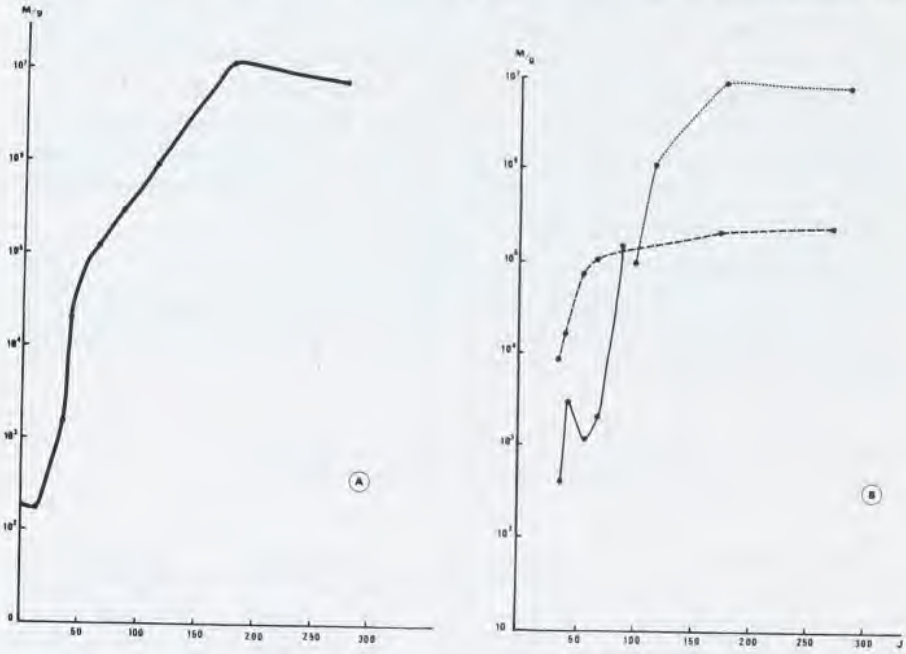


Fig. 6. — A : Évolution des moisissures de «stockage» des graines de pois en fonction de la durée d'un essai de stockage réalisé à 20°C en atmosphère non ventilée sous l'H. R. de 93,5%. Abscisse : durée de stockage en jours; Ordonnée : nombre de germes de moisissures par gramme de pois (dénombrement). — B : Évolution des principales espèces de moisissures de «stockage» des graines de pois en fonction d'un essai de stockage réalisé à 20°C en atmosphère non ventilée sous l'H. R. de 93,5%. Abscisse : durée de stockage en jours; Ordonnée : nombre de germes de moisissures par gramme de pois. *Penicillium raistrickii* ——, *Aspergillus repens* - - -, *Aspergillus versicolor* . . . .

Source : MNHN, Paris

Tableau A, où seules figurent les observations faites au cours des 6 premiers mois, l'évaluation quantitative des moisissures devenant ensuite inexacte à cause du chevauchement des colonies)

Cette évolution est confirmée par les résultats obtenus par la méthode des dilutions. La flore du champ régresse très vite et devient indécelable au terme de 40 jours. Cette flore est d'ailleurs d'une faible importance quantitative. La flore de stockage où prédominent *Penicillium raistrickii* et *Aspergillus repens* (déjà signalés au cours des observations en Ulster) se révèle ici de façon très nette : au cours des deuxième et troisième mois, le nombre de germes de ces deux espèces passe de 10000 environ à 120000 par gramme de graines. Cependant *Aspergillus versicolor* et *Penicillium viridicatum*, décelables en grand nombre à partir du quatrième mois, vont constituer presqu'exclusivement la flore de fin de stockage, avec un développement explosif particulièrement pour *A. versicolor* (le nombre de germes par gramme de pois passant de 60000 à 15 millions environ au cours des quatrième et cinquième mois).

– Sous H. R. = 80,5 %

D'après la méthode d'Ulster, les espèces du champ régressent lentement et restent très diversifiées (Tableau A). Parmi les espèces de stockage, *Aspergillus repens* et surtout *Asp. ruber* se développent et prédominent alors qu'*Aspergillus versicolor* et *Penicillium raistrickii* se maintiennent.

Le sens de cette évolution est confirmé par la méthode des dilutions. La diminution du nombre de germes de moisissures du champ est moins accentuée que sous H. R. = 93,5%, mais les espèces de stockage finalement prédominantes sont *Aspergillus repens* et *Aspergillus versicolor*.

– Sous H. R. = 65,5 %

La mycoflore reste très diversifiée (Tableau A), mais le nombre de germes de moisissures diminue pendant toute la durée du stockage : pour *Cladosporium*, ce nombre est divisé par 4 en deux mois.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les bactéries ne se développent de façon significative que sur les graines de pois stockés sous l'humidité relative la plus élevée. En ce qui concerne les moisissures, il apparait clairement que dans le cas d'un stockage sous humidité élevée (93,5%), la flore du champ s'épuise assez vite et fait place à une flore de stockage peu diversifiée et très abondante. Sous humidité plus faible (80,5%), les microorganismes parasites et saprophytes du champ se maintiennent face à une flore de stockage dès lors moins envahissante et d'ailleurs peu diversifiée. Enfin si l'humidité n'est que de 65,5%, on observe une lente régression de tous les microorganismes.

Source : MNHN, Paris

A. DURÉE DE CONSERVATION

Par conséquent, sous l'humidité relative de 93,5%, les bactéries, les levures quand elles sont présentes et surtout les moisissures, peuvent être à l'origine de dégradation des graines de pois; sous H. R. = 80,5%, les seuls microorganismes susceptibles d'être mis en cause sont les moisissures et sous une humidité relative de 65,5% un développement microbien ne saurait être responsable d'une détérioration des graines. Ces constatations confirment les prévisions établies à partir de la courbe isotherme de sorption.

D'après le niveau du peuplement fongique des graines, il est possible d'évaluer leur durée de bonne conservation en fonction des conditions hydriques de stockage réalisées en atmosphère non ventilée sous 20°C, la valeur du seuil du nombre de germes de moisissures à ne pas dépasser pouvant varier avec la qualité à préserver (technologique, nutritionnelle, hygiénique).

En fixant à 10^5 la valeur du seuil au delà de laquelle le lot est considéré comme dégradé, la durée de conservation du pois est voisine de 2 mois et demi sous une humidité relative de 93,5%; elle est supérieure à 9 mois (durée des essais) sous les autres taux d'humidité - teneur en eau de la graine inférieure ou égale à 18%.

Il est à noter que les graines déposées sur milieu au malt (méthode d'Ulster) ont toutes germé sauf celles qui, stockées sous H. R. = 93,5%, ne germent plus qu'à 65% à partir du cinquième mois. Cette observation confirme la bonne tenue des graines stockées sous H. R. = 80,5% et H. R. = 65,5%.

Ces durées de conservation du pois sont du même ordre de grandeur que celles de la féverole, graine protéagineuse métropolitaine (CARANTINO et al., 1976). Par contre, elles sont beaucoup plus longues que celles des céréales : à 20°C sur du blé stocké dans les mêmes conditions, à une teneur en eau de 18%, le nombre de moisissures atteint le seuil de 10^5 en 2 semaines environ. Les caractéristiques de sorption des graines de pois et des caryopses de blé étant très voisines dans la zone hydrique de développement des moisissures, cette différence de susceptibilité à l'invasion fongique pourrait être due à une meilleure protection mécanique du pois - assise sclérifiée du tégument - et peut-être aussi à la présence d'une substance antifongique dans l'embryon.

B. CARACTERES SPECIFIQUES DE LA FLORE

S'il est relativement aisé de suivre quantitativement la progression de la colonisation des graines par les moisissures, il est plus difficile de saisir l'évolution de chacune des espèces : ainsi, au cours du stockage à H. R. = 93,5%, *Penicillium viridicatum, citrinum,* et *brevicompactum* ont été décelés entre le 50ème et le 100ème jour, en quantité importante (de 10 000 à 1 800 000 spores par gramme), mais seulement au niveau de 2 ou 3 prélèvements. Rien ne permet d'affirmer que ces 3 espèces n'ont eu qu'un essor rapide et fugace et quelles ont été ensuite supplantées par d'autres espèces de stockage. Il faut y voir plutôt la conséquence, au niveau du prélèvement, d'un échantillonnage insuf-

Source : MNHN, Paris

fisant qui ne permet pas de saisir la physionomie complète de cette population microbienne diversifiée et fluctuante.

Si on compare la mycoflore du pois à celle de céréales ou de graines oléagineuses ou protéagineuses, on constate qu'il n'y a pas d'espèces particulièrement inféodées au pois, si ce n'est l'*Ascochyta*, agent de l'anthracnose. On connait 3 espèces de ce genre de Sphaerocarpales, parasites du pois : *A. pisi*, *A. pinodes*, *A. pinodella* (CHUPP & SHERF, 1960). Seul, *Ascochyta pinodella* a été isolé au cours du stockage; il se maintient pendant toute la durée de l'expérimentation aux deux plus faibles taux d'humidité et peut conserver ainsi son potentiel infectieux.

Lors des analyses effectuées par la méthode d'Ulster, toutes les graines déposées sur milieu au malt, contaminées par *Ascochyta pinodella* germent, mais la radicule et la plantule sont rapidement nécrosées par le parasite. Il en a été de même pour les graines contaminées par *Botytris cinerea* ou par *Fusarium poae*.

En ce qui concerne les espèces de stockage, l'*Aspergillus versicolor* est remarquable par le fait qu'il devient prédominant à la fin de l'essai. Ses exigences hygroscopiques et thermiques confirment nos observations. D'après PANASENKO (1967), *Aspergillus versicolor* est «mésohygrotolérant» (H. R. minimale requise : 80%, H. R. optimale : 95% et plus) et «mésothermotolérant» (optimum de croissance à 25°C-30°C). D'ailleurs PELHATE (1968) cite, sur blé, des successions floristiques où *Aspergillus versicolor* constitue le terme ultime de stockages de longue durée.

Les exigences hygroscopiques de *Penicilluum raistrickii*, espèce que nous retrouvons assez fréquemment sur les grains en conservation, semblent être assez fortes également, puisqu'il se manifeste avec beaucoup plus d'abondance au taux d'humidité le plus élevé. Mais les documents d'ordre écologique sur ce *Penicillium*, considéré comme peu commun, sont, à notre connaissance, très limités.

Enfin, dans les espèces de stockage, la présence de *Penicillium viridicatum* a été décelée pendant une période assez courte mais avec une importance numérique forte. On sait que cette espèce est susceptible d'élaborer une substance toxique, la viridicatine. Cependant, d'une part, la présence de ce *Penicillium* ne préjuge pas obligatoirement de son efficacité toxinogène, d'autre part, on ne connait pas exactement la correspondance entre le niveau de peuplement et la quantité de toxine élaborée.

L'étude que nous venons d'effectuer ne constitue qu'un sondage préliminaire. Des essais complémentaires sont nécessaires, ne serait-ce que pour établir le diagramme de conservation en fonction de plusieurs températures et en fonction d'une gamme de teneurs en eau plus ressérée dans la zone limite de stabilité, où une faible augmentation peut entraîner le développement de microorganismes.

Source : MNHN, Paris

REMERCIEMENTS

Nous remercions Madame J. NICOT pour les conseils qu'elle nous a aimablement donnés tout au long de cette étude.

BIBLIOGRAPHIE

CARANTINO S., POISSON J., CAHAGNIER B., 1976 – La microflore des graines de féverole : son évolution au cours d'essais de stockage en fonction des conditions hydriques réalisées. *Rev. de Myc.* 40, 3 : 223-243.

CHRISTENSEN C.M., KAUFMANN H.T., 1965 – Deterioration of stored grains by fungi. *Ann. Rev. Phytopathology* 3 : 69-84.

CHUPP C., SHERF A., 1960 – Vegetable diseases and their control. The Ronald Press Company. New York, 693 p.

FIELDS R. W., KING T. H., 1962 – Influence of storage fungi on deterioration of stored pea seed. *Phytopathology* 52 : 336-339.

HARMAN G. E., NASH G., 1972 – Deterioration of stored pea seed by *Aspergillus ruber* : evidence for involvement of a toxin. *Phytopathology* 62 : 209-212.

HARMAN G. E. & PFLEGER F. L., 1974 – Pathogenicity and infection sites of *Aspergillus* species in stored seeds. *Phytopathology* 64 : 1339-1344.

HAWARE M. P., 1971 – Fungal microflore of seeds of *Pisum sativum* and its control. *Mycopath. Mycol. Appl.* 43, 3-4 : 343-345.

MESSIAEN C. M., 1975 – Les maladies du pois, de la fève et du soja. *Phytiatr. Phytopharm.* 24 : 95-105.

MULTON J. L. & GADET F., 1976 – Notes communiquées aux auteurs.

MUSKETT A. E., MALONE J. P., 1941 – The Ulster method for the examination of flax seed, for the presence of seed-borne parasites. *Ann. Applied Biol.* 28, 1 : 8-13.

PANASENKO V.T., 1967 – Ecology of microfungi. *Botanical Review* 33, 3 : 189-215.

PELHATE J., 1968 – Contribution à l'étude écologique des moisissures des blés de conservation. Thèse Doct. Sci. Nat., Université de Rennes.

PFLEGER F. L. & HARMAN G. E., 1975 – Inability of storage fungi to invade pea embryon. Evidence against phytoalexin involvement. *Phytopathology* 65 : 642-643.

POISSON J., CAHAGNIER B., 1972 – Aspect microbiologique de la conservation du maïs-grain par l'acide propionique. *Ann. Techn. Agric.* 21, 2 : 99-122.

POISSON J., CAHAGNIER B., 1976 – La microflore du caryopse de blé; son évolution pendant le stockage en atmosphère renouvelée, action de l'irradiation. Comptes-rendus des quatrièmes journées de phytiatrie et de phytopharmacie circum-méditerranéennes, septembre 1974. Rullière-Libeccio ed., Avignon.

SHORT G. E., LACY M. L., 1975 – Factors affecting pea seed and seedling rot in soil. *Phytopathology* 66 : 188-192.

SPICHER G., 1962 – Die Ermittlung des Keimgehaltes von Getreide und Getreideprodukten und ihre Problematik. *Brot. und Gebaeck* 16 : 124-134.

STENTON H., 1958 – Colonization of roots of *Pisum sativum* by fungi. *Trans. Brit. Myc. Soc.* 41, 1 : 74-80.

VERONA O., 1963 – Interaction entre la graine en germination et les microorganismes telluriques. *Ann. Inst. Past.* 105, 1 : 75-98.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

DONNÉES RÉCENTES SUR L'ONTOGÉNIE DES PHIALOSPORES

par M. F. ROQUEBERT *

La profusion des formes, la richesse et l'originalité de l'ornementation des spores ajoutées à quelques comportements végétatifs particuliers, ont longtemps représenté pour les systématiciens des hyphomycètes une source apparemment inépuisable de critères d'identification. Mais la multiplicité des genres et des espèces est telle qu'il fallut bientôt trouver des caractères complémentaires. La prise de conscience de cette nécessité fut heureusement accompagnée de l'amélioration des techniques d'observation et l'attention des chercheurs se porta, non seulement sur la morphologie fine des conidies, mais encore sur les éléments plus ou moins différenciés du mycélium qui les portent. Après quelques décennies d'investigations dans ce sens, les classifications basées sur l'ontogénie sporale étant presque unanimement acceptées, le besoin se fait maintenant sentir d'approfondir et de clarifier les notions couramment admises.

La technique du microscope électronique vient alors au secours du systématicien : l'analyse ultrastructurale des mécanismes sporogènes nous met actuellement en possession d'une profusion de renseignements morphologiques et fonctionnels qu'il est encore difficile de relier entre eux, un peu à la manière d'un puzzle dont certaines pièces feraient défaut.

C'est le bilan de ces résultats que nous voudrions faire ici pour tenter, en nous appuyant sur des données bibliographiques et sur nos observations personnelles, de dégager les lignes principales des recherches entreprises jusqu'à ce jour.

Le mécanisme par lequel un filament mycélien, plus ou moins différencié, donne naissance à une conidie, se déroule, dans tous les cas, suivant un schéma général qui implique plusieurs étapes fondamentales :

- différenciation d'un filament générateur ou d'une partie de ce filament
- modification de la croissance apicale
- division et migration des organites cellulaires

* Laboratoire de Cryptogamie du M.N.H.N. 12, rue de Buffon, 75005 Paris. – L. A. N° 257 (C.N.R.S.).

REVUE DE MYCOLOGIE, TOME 40 (1976).

Source : MNHN, Paris

– différenciation pariétale
– formation et clivage des cloisons
– libération des éléments conidiens

Ces diverses étapes peuvent être franchies de façon différentes et la multiplicité des solutions observées grâce aux techniques nouvelles pourrait conduire à une conception extrême selon laquelle chaque champignon possède son propre mode de conidiogenèse. . . Il importe donc de choisir quelques caractères majeurs fondamentaux autour desquels devront s'organiser et délimiter des ensembles correspondant, autant que possible, à des groupes biologiques réels.

Sans contester l'intérêt de l'analyse comparée des différents modes de sporogenèse, nous avons choisi, afin de clarifier cette étude, d'exposer ici un seul type de cellule sporogène : la phialide.

Définition de la phialide.

Le terme de phialide a été créé par VUILLEMIN en 1910. A une époque où le système de SACCARDO était pratiquement le seul en vigueur, VUILLEMIN fut l'initiateur d'une classification des Hypomycètes basée sur l'ontogénie conidienne. Il définit la phialide en ces termes : « Le rameau qui sert de support immédiat aux conidies a souvent la forme d'un flacon, avec un ventre et un col, rappelant la baside monosporée et son stérigmate. Le nom de baside devant être réservé à l'organe caractéristique des Basidiomycètes, le rameau conidiophore en flacon prendra celui de phialide. Abstraction faite des cas où elle se complique ou se réduit secondairement, la phialide typique forme des conidies exclusivement au sommet du col. Elle peut s'épuiser en donnant une seule conidie ou en produire plusieurs successivement en direction basipète. Celles-ci peuvent s'isoler au fur et à mesure de leur formation, rester agglutinées ou former des chaînettes ou chapelets plus ou moins longtemps cohérents. L'existence de la phialide fournit le caractère taxinomique le plus fixe après l'existence des conidies ».

Il est évident qu'un seul vocable groupant des éléments aussi différents qu'une phialide d'*Acremonium*, de *Stachybotrys* et de *Phialophora* (sans parler des *Catenularia* ou des *Chloridium*) devait susciter, par la suite, des discussions et des controverses, d'où résulteraient des classifications nouvelles (MASON, 1933-1937; HUGHES, 1953; TUBAKI, 1958-1962; SUBRAMANIAN, 1962).

Pour passionnantes et utiles qu'aient été ces classifications, elles reflétaient différentes interprétations et s'exprimaient en différentes terminologies. Afin de tirer au clair les diverses conceptions et codifier la terminologie, les mycologues spécialistes d'hyphomycètes se réunirent en 1969, à Kananaskis (Canada). Certaines décisions concernant la nomenclature y furent adoptées et beaucoup de notions précisées, entre autres celle de la phialide. Elle fut ainsi définie : « Une phialide est une cellule sporogène qui produit, à partir d'un locus conidiogène fixe, une succession basipète de conidies *dont les parois se forment de novo*. La paroi de la phialide est rompue quand la première conidie est expulsée

Source : MNHN, Paris

ou libérée. La paroi de la phialide située entre le point de rupture et le locus conidiogène forme la collerette. La longueur de la phialide n'est pas modifiée par suite de la production de conidies. Exemple type de phialide : *Phialophora verrucosa* Medlar.

Cette définition met en évidence d'une part le rôle fondamental des parois dans l'ontogénie conidienne, d'autre part l'importance de la formation et de la libération de la première spore par la cellule sporogène. C'est là en effet l'étape décisive de la transformation du filament végétatif en filament reproducteur; tous les mécanismes nécessaires à la création d'une propagule doivent s'y dérouler, tandis que les conidies suivantes seront émises par un système déjà en place.

L'expulsion de cette première conidie peut se faire d'une façon en quelque sorte physique, par rupture du sommet de la phialide sous l'effet de la poussée cytoplasmique, ou bien par suite de lyse enzymatique de la paroi de la cellule sporogène.

Si les parois des conidies se forment «de novo», il faut envisager une synthèse des constituants à l'apex de la cellule sporogène, ou encore la transformation et le remaniement d'un matériel prééxistant (paroi de la phialide, septum) en des composants nouveaux.

La genèse du septum transverse séparant la conidie de la cellule-mère ne fut pas évoquée à Kananaskis; elle prend, cependant, une grande importance pour la compréhension de l'individualisation, de la cohésion et du mode de dispersion des conidies.

Un cloisonnement par distoseptation (LUTTRELL, 1963) implique la néoformation des parois des conidies; dans le cas de l'euseptation, au contraire, la composition pariétale de la spore serait semblable, au début, à celle de la phialide. En outre, le délai de clivage de la cloison joue sans doute un rôle dans la disposition des conidies : un clivage différé peut entraîner la formation d'une chaîne de spores tandis qu'un clivage immédiat autorise la disposition des conidies en tête.

Les différents types de phialides :

Si à l'époque du Congrès de Kananaskis, les observations en microscopie électronique étaient encore peu nombreuses, elles se sont multipliées depuis dans diverses directions.

Pour la clarté de l'exposé, nous regrouperons les données récemment acquises en tenant compte de la disposition relative des conidies; les trois modalités reconnues par SUBRAMANIAN (1970) : conidies rassemblées en têtes (*Phialophora*), ou formant des chaînes (*Aspergillus* - *Penicillium*), ou alignées dans le col étiré de la phialide (*Thielaviopsis*) semblent bien caractériser, comme nous le verrons, trois types réellement distincts de cellules conidiogènes.

Source : MNHN, Paris

I. PHIALIDES A CONIDIES EN TETES :

Dans ce groupe, la paroi de la première conidie est réellement néoformée (*Verticillum albo-atrum, Phialocephala dimorphospora, Trichoderma saturnisporum* et, sans doute, *Phoma* sp.). Le développement de cette première ébauche est entéroblastique au sens défini à Kananaskis.

La première rupture de la paroi de la phialide, nettement observée en microscopie optique, sous l'aspect d'une cassure franche qui entraîne la formation d'une collerette bien visible, se traduit sur les documents correspondants obtenus en microscopie électronique, non par une fracture physique comme le laissaient présager les premiers documents (*Phialocephala dimorphospora, Phialophora richardsiae*), mais plutôt par une zone de lyse et de désagrégation des constituants chimiques pariétaux à l'apex de la cellule sporogène (HAMMILL, 1974).

L'enveloppe de chacune des conidies successives est formée par une couche interne issue de la paroi phialidique. La formation de chaque spore entraîne au niveau du col l'établissement d'une nouvelle strate qui se superpose à la précédente et cause un épaississement d'autant plus important que le nombre de spores émises est grand. Cette superposition de couches est décelable sous forme de stries longitudinales parallèles à la paroi du col de la phialide (*T. saturnisporum, N. crassa, S. atra*).

On ne rencontre jamais de bourgeon cytoplasmique nu, les conidies n'étant pas individualisées par simple bourgeonnement et étirement comme on avait pu le supposer (MADELIN, SUBRAMANIAN), mais bien par la formation d'un septum transversal entre la phialide et la propagule. Les documents en notre possession montrent que cette cloison s'ébauche par une invagination centripète du plasmalemme à partir des parois latérales du col. A maturité ce septum présente deux couches externes distinctes, bien différenciées, séparées par une zone intercalaire dont la lyse permet la libération des conidies. La partie supérieure de cet ensemble s'intègre à l'enveloppe conidienne dont la composition diffère alors nettement de celle de la paroi phialidique, tandis que la partie inférieure coiffe l'ébauche de la conidie suivante (*V. albo-atrum, T. saturnisporum*).

Le clivage se produit selon le mode anticlinal (transversalement, entre la phialide et la spore). Dans le cas de la première conidie du *Phialocephala dimorphospora* par exemple, il doit se faire simultanément selon les deux modes anti- et périclinal, c'est à dire transversalement et parallèlement à la surface de la cellule sporogène, dans l'épaisseur de la paroi de celle-ci.

La présence d'un pore dans la cloison reste une question controversée. COOPER et al. (1973) en indiquent la présence chez *Phialophora verrucosa* tandis que CARROLL (1974), se basant sur l'observation fréquente de cloisons continues, propose d'élargir et de simplifier la définition des phialoconidies pour y inclure « toutes les conidies à paroi externe non perforée produites en grand nombre, à partir d'un seul locus dans la cellule conidiogène ».

Source : MNHN, Paris

Cependant, la difficulté d'obtenir en microscopie électronique des photos de coupes fines passant exactement par un pore, rend presque impossible l'application pratique de ce critère.

Des espèces de phialosporés à conidies en têtes étudiées jusqu'alors, se dégage ainsi une certaine unité ontogénique répondant assez bien à la définition proposée à Kananaskis :

- Paroi néoformée de la première conidie
- Locus conidiogène fixe
- Rupture de la paroi phialidique lors de l'émission de la première spore
- Longueur déterminée de la cellule sporogène.

II. PHIALIDES A CONIDIES EN CHAINES :

Les travaux de CAMPBELL sur *Stachybotrys atra* et *Memnoniella echinata* sembleraient montrer qu'il n'existe pas de différence fondamentale, du point de vue ontogénique, entre les groupes à phialoconidies en tête (*Stachybotrys*) et en chaînes (*Memnoniella*). En effet, outre leur ressemblance microscopique frappante, ces deux champignons ont un mode de conidiogenèse tout à fait comparable et l'on est surpris de l'absence de toute formation particulière expliquant la cohésion caténée des spores chez l'un et gléoïde chez l'autre.

La seule différence semble résider dans le fait que le clivage du septum conidien a lieu de façon précoce, dans le col de la phialide de *Stachybotrys*, tandis qu'il peut être différé chez *Memnoniella*, autorisant ainsi la formation de courtes chaînes labiles.

En 1972, SUBRAMANIAN, s'appuyant sur des observations réalisées en microscopie optique, proposa de distinguer les hyphomycètes formant de «fausses chaînes» de ceux qui portent de «vraies chaînes». Dans ce dernier groupe, il réunissait entre autres, *Memnoniella* et *Aspergillus*.

En fait, si l'on peut considérer que les conidies de *Memnoniella* se forment en «fausse chaîne», l'analyse de la conidiogenèse des *Penicillium-Aspergillus* par contre confirme l'existence d'un groupe différent de phialides où les propagules sont disposées en chaînes durables, réunies entre elles par un connectif, et que l'on peut qualifier de «vraies chaînes».

Les documents publiés sur la formation de la première spore dans ce groupe, représenté par *Aspergillus giganteus* (TRINCI et al.) et *A. terreus* (FLETCHER) ne montrent aucune paroi néoformée à l'apex de la phialide, les couches pariétales sporogènes et phialidiques étant au début semblables et continues d'un élément à l'autre.

La première conidie se forme par simple bourgeonnement à l'apex de la cellule sporogène à un niveau, dès lors fixé, où s'établiront les cloisonnements successifs, la taille de la phialide restant donc constante.

Source : MNHN, Paris

Le mode de formation de la paroi des conidies successives est le même que celui que nous avons rencontré dans le premier groupe; on retrouve la même superposition de couches concentriques à l'intérieur du col de la phialide formant un épaississement plus ou moins important dont les strates sont parfois visibles *(A. tamarii)*.

La différence essentielle avec le groupe des phialides à conidies en tête, réside, outre la différenciation précoce des parois sporales dans le premier groupe, dans la structure et le moment de clivage du septum, qui, longtemps différé dans ce dernier groupe, autorise la formation des chaînes.

Dans le cas des *Penicillium* (FLETCHER) et *Aspergillus* (GHIORSE et EDWARDS, ROQUEBERT), la cloison transversale s'épaissit assez considérablement sans que l'on observe de différenciation structurale analogue à celle que nous avons décrite précédemment. Il ne semble pas y avoir ici de néoformation pariétale conidienne ou apicale.

La persistance du septum est cause que la couche interne, issue de la phialide et formant la paroi conidienne, au lieu d'être fractionnée à chaque individualisation, reste continue d'une spore à l'autre, formant une gaine tubulaire qui sera remaniée au fur et à mesure de la maturation des conidies. Cette enveloppe commune se retrouve à l'état de connectif plus ou moins facilement rompu *(P. clavigerum, P. claviforme, P. corymbiferum, A. tamarii, A. niger)*.

Le cloisonnement semble être de type hyphal, percé d'un pore longtemps persistant, avec ou sans corps de Woronin *(S. nudipes, A. tamarii, A. fumigatus, P. clavigerum, P. claviforme, P. corymbiferum)*. La chaîne de propagules issues de la cellule sporogène peut ainsi être assimilée à un filament mycélien. Mais cette conception, pour être vérifiée, nécessite encore des documents précis et nombreux.

III. PHIALIDES A CONIDIES ALIGNÉES DANS LE COL ÉTIRÉ DE LA PHIALIDE :

Sur le plan de l'ontogénie sporale, le groupe des phialidés du type *Thielaviopsis* n'a pas été l'objet, à notre connaissance, de publications récentes. Les conidies contenues à l'intérieur du col très allongé de la phialide se forment en succession basipète, chacune ayant, semble-t-il, une paroi propre indépendante de celle de la cellule sporogène. Au début, l'allongement de la cellule conidiogène et la différenciation basipète des conidies s'effectuent simultanément. Lorsque l'accroissement de la paroi cesse, il y a libération des conidies. La collerette est la portion cylindrique du conidiophore située au-dessus du méristème endogène.

En conclusion, si l'on met à part ce dernier type de phialide encore mal connu, l'analyse des données publiées jusqu'à ce jour permet de distinguer les caractères fondamentaux propres aux phialides *sensu lato* et d'autres qui

Source : MNHN, Paris

définissent, au sein du groupe, deux ensembles à peu près cohérents qui diffèrent sensiblement dans leur fonctionnement ontogénique.

Les caractères communs sont :

- la présence d'un locus conidiogène fixe,
- la longueur constante de la cellule sporogène,
- l'individualisation de la conidie par une septation transverse,
- la continuité entre une couche interne de la paroi de la cellule sporogène et l'enveloppe sporale primaire.

On conçoit aisément que les deux derniers caractères puissent se rencontrer dans d'autres modes de sporulation entéroblastique (Porosporées, par exemple) et ne sont donc pas caractéristiques du groupe. Le terme de phialide, si l'on tient à le conserver, devrait donc être réservé aux cellules sporogènes de longueur déterminée, à locus conidiogène fixe et, paradoxalement, nous retrouverions la définition proposée par VUILLEMIN.

Toutefois, l'observation des documents photographiques montre, chez tous les types de phialides étudiés, un épaississement au niveau du col, de structure lamellaire, dont l'importance croît au cours du fonctionnement de la cellule sporogène. Résultat du fonctionnement particulier de la phialide (ROQUEBERT 1976), cette formation n'a pas, à notre connaissance, été mise en évidence dans d'autres éléments conidiogènes (Porospores?). Elle pourrait donc caractériser les phialides, si les études confirment sa spécificité.

Au sein de cet ensemble, et sans multiplier exagérément les caractères différentiels des groupes, solution qui ne résoudrait pas les problèmes systématiques, il importe maintenant de tenir compte d'un certain nombre de données que les techniques nouvelles nous ont apportées. Dans cette optique, la distinction entre les phialides à conidies en chaînes et phialides à conidies en têtes déjà soulignée par MASON en 1937, et quoique fondée sur des caractères d'une toute autre signification (nature sèche ou gluante de la paroi sporale), se voit justifiée par des critères d'ordre ontogénique.

Les résultats que nous venons d'analyser, résumés sur la figure 1, confirment en effet l'existence de deux groupes : le premier, représenté par *T. saturnisporum, V. albo-atrum, Phialocephala dimorphospora, S. atra, Phialophora richardsiae*, à conidies groupées en tête, à paroi sporale néoformée, libérées par le clivage rapide du septum dans le col de la phialide; le 2ème groupe des *Aspergillus* et *Penicillium* à conidies en chaînes, en diffère par l'absence de paroi sporale néoformée, le clivage différé du septum, une composition pariétale de la spore secondairement remaniée et une paroi continue entre les conidies successives.

Il est bien évident que cette conclusion ne peut être que provisoire car la structure fine d'un très grand nombre d'organismes nous est encore inconnue. Il convient d'en qualifier certains (*Memnoniella, Metarrhizium*) de «termes de passage», en attendant qu'une connaissance plus étendue permette de les rattacher ou de les exclure de tel ou tel groupe bien défini. Il faut encore mentionner que chez certains champignons considérés comme phialosporés, l'analyse

Source : MNHN, Paris

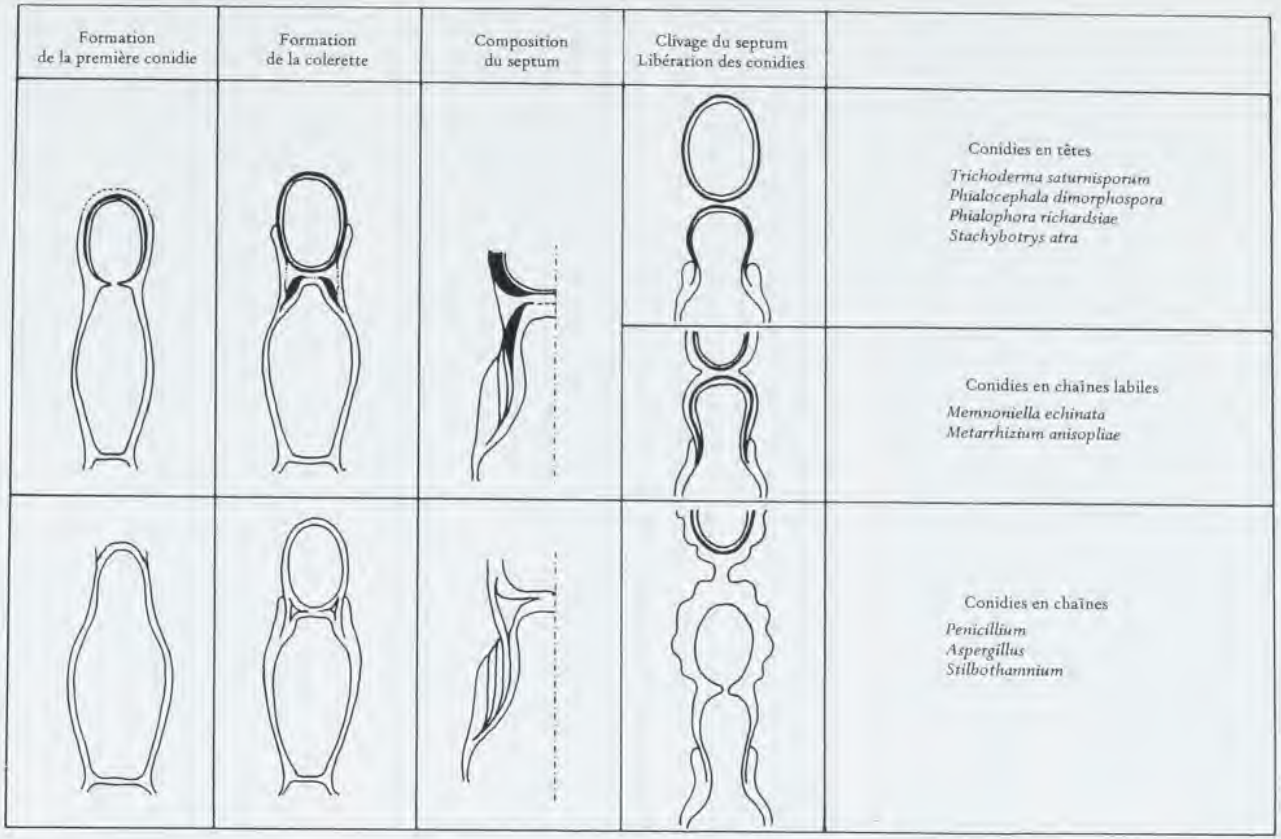


Fig. 1. — Diverses étapes de la conidiogenèse dans les principaux groupes de phialidés.

Source : MNHN, Paris

en microscopie électronique révèle une ontogénie tout-à-fait différente. C'est le cas de *Chloridium chlamydosporis* où HAMMILL a découvert, à l'abri d'une collerette bien développée, des conidies en tête se formant successivement sur un apex sporogène à accroissement sympodial !

Globalement, les résultats accumulés portent principalement sur les mécanismes pariétaux de la sporogenèse. Cependant, d'autres phénomènes cytologiques ont été partiellement mis en évidence au cours des différentes études. On retiendra la présence fréquente de vésicules, de circonvolutions du plasmalemme à l'apex de la cellule sporogène, c'est à dire lors de la formation de nouveaux constituant pariétaux (ZACHARIAH, GHIORSE, CAROLL, ROQUEBERT). Des vésicules membranaires («multivesicular bodies») se rencontrent souvent aux lieux de formations des septa, dans le col de la phialide (CAROLL, HAMMILL, GHIORSE, ZACHARIAH). On peut enfin suspecter une corrélation entre le développement important du réticulum endoplasmique rugueux dans les phialides jeunes et la sécrétion mucilagineuse qui maintient parfois les conidies entre elles *(T. saturnisporum, S. atra)*.

Il y aurait lieu, enfin, de poursuivre les investigations dans le domaine de la caryologie où les indications ne sont, pour l'instant, qu'assez fragmentaires. Il semble que dans le premier groupe phialides et conidies soient uninucléées, et l'on peut imaginer une division itérative du noyau phialidique à chaque émission de spore, mécanisme qui caractériserait le mode de fonctionnement de ce type de cellule sporogène. Cependant, CAMPBELL décrit chez *Stachybotrys* des phialides (âgées) binucléées. La distribution nucléaire ne paraît pas si rigoureuse dans le 2ème ensemble où l'on a pu observer fréquemment des cellules sporogènes et des conidies plurinucléées.

Les observations réalisées en microscopie électronique donnent finalement des résultats allant dans le même sens que ceux qu'une bonne observation en microscopie optique permettait d'obtenir. Loin d'être décevante, cette constatation est plutôt rassurante, car le doute persiste toujours lorsque l'on atteint les limites de l'observation optique, et les bases de la classification restent hypothétiques. En outre, la satisfaction d'approcher la connaissance fine d'un mécanisme jusqu'au niveau presque moléculaire est grande et riche en perspectives d'informations nouvelles.

En l'état actuel des recherches sur le groupe des phialidés, le progrès majeur consiste dans la mise en évidence de l'ubiquité de l'épaississement lamellaire au niveau du col et dans la connaissance approfondie de la formation de la paroi des conidies et de sa composition, celles-ci pouvant fournir, entre autres données, une indication sur le degré d'évolution d'un organisme. En effet, une spore parfaitement élaborée et immédiatement dispersée par la cellule sporogène (cas des conidies en tête) semble témoigner d'un degré d'évolution supérieur à celui d'une propagule longtemps rattachée à la cellule mère par une paroi commune; ce dernier mécanisme ne diffère pas essentiellement, semble-t-il, de la simple fragmentation d'un filament mycélien.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

BUCKLEY P.M., WYLLIE T.D. & DE VAY J.E., 1969 – Fine structure of conidia and conidium formation in *Verticillium albo-atrum* and *V. nigrescens*. *Mycologia* 61 : 240-250.

BOEREMA G.H. & BOLLEN G.J., 1975 – Conidiogenesis and conidial septation as differenciating criteria between *Phoma* and *Ascochyta*. *Persoonia* 8 : 111-114.

BOEREMA G.H. & VAN KERSTEREN H.A., 1964 – The nomenclature of two fungi parasitizing *Brassica*. *Persoonia* 3 : 17-28.

BREWER J.G., BOEREMA G.H., 1965 – Electron microscope observations on the development of pycnidiospores in *Phoma* and *Ascochyta* spp. Koninkl. Nederl. Akad. Weten. Amsterdam, 2 : 86-97.

CAMPBELL R., 1972 – Ultrastructure of conidium ontogeny in the Deuteromycete fungus: *Stachybotrys atra* Cda. *New Phytologist* 71 : 1143-1149.

CAMPBELL R., 1975 – Ultrastructure of the formation of chains of conidia in *Memnoniella echinata*. *Mycologia* 4 : 760-769.

CARROLL G.C. & CARROLL F.E., 1974 – The fine structure of conidium development in *Phialocephala dimorphospora*. *Can. J. Bot.* 52 : 2119-2128.

COLE G.T. & KENDRICK W.B., 1969 – Conidium ontogeny in Hyphomycetes. The phialides of *Phialophora*, *Penicillium* and *Ceratocystis*. *Can. J. Bot.* 47 : 779-789.

COOPER B.H., GROVE S., NIMS C., SZANISZLO P.J., 1973 – Septal ultrastructure in *Phialophora pedrosoi*, *P. verrucosa*, *Cladosporium carionii*. *Sabouraudia* 11 : 127-130.

DEL VECCHIO V.G., CORBAZ R. & TURIAN G., 1969 – An ultrastructural study of the hyphae, endoconidia and chlamydospores of *Thielaviopsis basicola*. *J. Gen. Microbiol.* 58 : 23-27.

DURRELL L.W., 1968 – Studies of *Aureobasidium pullulans* (de Barry) Arnaud. *Mycol. Mycopath. Appl.* 35 : 113-120.

FLETCHER J., 1971 – Conidium ontogeny in *Penicillium*. *J. Gen. Microbiol.* 67 : 207-214.

FLETCHER J., 1976 – Electron microscopy of genesis, maturation and wall structure of conidia of *Aspergillus terreus*. *Tr. Brit. Myc. Soc.* 66 : 27-34.

GHIORSE W.C. & EDWARDS M.R., 1973 – Ultrastructure of *Aspergillus fumigatus* conidia development and maturation. *Protoplasma* 76 : 49-59.

GOOS R.D. & SUMMERS D.F., 1964 – Use of fluorescent antibody techniques in observations of the morphogenesis of fungi. *Mycologia* 56 : 701-707.

GRIFFITHS D.A., CAMPBELL W.P., 1972 – Fine structure of conidial development in *Colletotrichum atramentarium*. *Tr. Brit. Myc. Soc.* 59 : 483-489.

HAMMILL T.M., 1971 – Fine structure of conidiation in *Chloridium chlamydosporis* (fungi imperfecti, Hyphomycetes). *A.S.B. Bull.* 18 : 36.

HAMMILL T.M., 1972 – Electron microscopy of phialoconidiogenesis in *Metarrhizium anisopliae*. *Amer. J. Bot.* 59 : 317-326.

HAMMILL T.M., 1974 – Electron microscopy of phialides and conidiogenesis in *Trichoderma saturnisporum*. *Amer. J. Bot.* 61 : 15-25.

HANLIN R.T., 1976 – Phialide and conidium development in *Aspergillus clavatus*. *Amer. J. Bot.* 63 : 144-155.

HUGHES S.J., 1953 – Conidiophores, conidia and classification. *Can. J. Bot.* 31 : 577-659.

KENDRICK B., 1971 – Taxonomy of Fungi Imperfecti, Kananaskis. B. KENDRICK Ed. University of Toronto Press, Toronto.

Source : MNHN, Paris

LOWRY R. J., DURKEE T. L. & SUSSMAN A. S., 1957 – Ultrastructure studies of microconidium formation in *Neurospora crassa*. *J. Bact.* 94 : 1757.

LUTTRELL E. S., 1963 – Taxanomic criteria in *Helminthosporium*. *Mycologia* 55 : 643-674.

MADELIN M. F., 1966 – The fungus spore. *Colston Papers* 18, Butterworths, London.

MASON E. W., 1928 – Annotated account of fungi received at the Imperial Bureau of Mycology, List II (Fasc. 1), C.M.I. Myc. Papers 2.

MASON E. W., 1933 – id., List II (Fasc. 2), C.M.I. Myc. Pap. 3.

MASON E. W., 1937 – id., List III (Fasc. 3 - General Part), C. M. I. Myc. Pap. 4 : 69-99.

MORGAN JONES G., NAG RAJ T. R., KENDRICK B., 1972 – Conidium ontogenesis in Coelomycetes. IV. Percurrent proliferating phialides. *C. J. Bot.* 50 : 2009-2014.

OULEVEY-MATIKIAN N. & TURIAN G., 1968 – Contrôle métabolique et aspects ultrastructuraux de la conidiation (macro-, micro- conidies) de *Neurospora crassa*. *Arch. Microbiol.* 60 : 35.

OLA'H G. G., 1972 – L'ontogénie sporale et l'ultrastructure de la paroi chez *Paecilomyces berlinensis*. *Can. J. Microbiol.* 18 : 1471-1475.

REISINGER O., 1972 – Contribution à l'étude ultrastructurale de l'appareil sporifère chez quelques hyphomycètes à paroi mélanisée. Thèse Fac. Sciences Nancy.

ROQUEBERT M. F., 1973 – Modalités de la sporogenèse chez deux phialidés : *Aspergillus tamarii* et *Stilbothamnium nudipes*. *Rev. Mycol.* 38 : 3-8.

ROQUEBERT M. F. & ABADIE M., 1973 – Étude ultrastructurale de l'ontogénie sporale chez un micromycète : *Stilbothamnium nudipes* (Haum.). *C. R. Acad. Sc.* 276 : 2883-2885.

ROQUEBERT M. F., 1976 – Sous presse.

SHEARER C. A. & MOTTA J. J., 1973 – Ultrastructure and conidiogenesis in *Conidioscypha* (Hyphomycete). *C. J. Bot.* 51 : 1747-1751.

SUBRAMANIAN C. V., 1962 – A classification of the Hyphomycetes. *Curr. Sci.* 31 : 409-411.

SUBRAMANIAN C. V., 1971 – The phialide in KENDRICK, Taxonomy of fungi imperfecti. Loc. cit.

SUBRAMANIAN C. V., 1972 – Conidial chains, their nature and significance in the taxonomy of Hyphomycètes. *Curr. Sci.* 20 : 43-49.

SUTTON B. C., 1964 – *Phoma* and related genera. *Trans. Br. Myc. Soc.* 47 : 487-509.

TANAKA K. & YANAGITA T., 1963 – Electron microscopy of ultrathin sections of *Aspergillus niger*. II. Fine structure of conidia bearing apparatus. *J. Gen. Appl. Microbiol.* (Tokyo) 9 : 189-203.

TRINCI A. P. J., PEAT A. & BANBURY G. H., 1968 – Fine structure in *Aspergillus giganteus* Wehmer. *Ann. Bot.* 32 : 241-249.

TSUKAHARA T., 1970 – Electron microscopy of conidiospore formation in *Aspergillus niger*. *Sabouraudia* 8 : 93-97.

TUBAKI K., 1963 – Taxonomic study of Hyphomycetes. *Ann. Rep. Inst. Fermentation*, Osaka, 1 : 25-54.

VUILLEMIN P., 1910 – Les conidiosporés. *Bull. Soc. Sci. Nancy* 11 : 129-172.

ZACHARIAH K. & FITZ-JAMES P. C., 1967 – The structure of phialides in *Penicillium claviforme*. *Can. J. Microbiol.* 13 : 249-256.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

LA GÉNOGÉNOSE

La Génogénose est une maladie nouvelle, provoquée par un virus non encore identifié qui affecte particulièrement l'Europe Centrale et les États Unis. Son diagnostic est très facile : quand un mycologue a repéré dans un champignon bien connu et bien nommé une particularité minuscule, un poil d'arête en tire-bouchon, une spore subamyloïde, une hyphe bouclée qui ne devrait pas l'être, une réaction inédite au phénol, une baside plus longue que la moyenne, une absence de cystides, une trame inversée, ou quelque autre détail qui avait échappé avant lui aux observateurs normaux, il n'hésite pas un instant et crée aussitôt un genre nouveau. Le virus a opéré!

Si j'étais allemand ou américain (*Di omen avertant!*) je m'amuserais à prendre n'importe quel Tricholome, je l'examinerais sous toutes les coutures, depuis son primordium jusqu'à son revêtement, et ce serait bien le diable si je ne découvrais quelque chose qui me permettrait de lui donner un nom nouveau. Je songe au groupe du *Tricholoma terreum*. Voilà un ensemble tout à fait tricholomoïde et bien connu. Ce sont là des Tricholomes s'il en fut. Mais comme ils ont en commun un revêtement méchuleux qui n'existe pas chez les autres, je suis tout prêt à les en détacher et à inventer un nouveau genre que j'appellerais *Geoloma*, si le nom vous plaît. Le préfixe rappellerait l'adjectif *terreum*, puisque *geo* est le préfixe terrestre, et la finale *loma* rappellerait *Tricholoma*. On pourrait faire mieux encore, et prendre comme radical un nom propre d'un de mes amis mycologues que je pourrais ainsi immortaliser. J'en ai un qui, par chance, s'appelle Klopfenstein, et il me semble qu'un genre nouveau qui serait *Klopfensteiniella* serait tout à fait charmant. Une belle sonorité, facile à retenir, euphonique en diable, et tout à fait à la mode. *Geoloma* à côté, ferait un peu miteux, et un peu de barbarie dans ces noms là a bien plus de chance d'être prise au sérieux. On pourrait objecter que *Klopfensteiniella* n'évoque rien du tout. Mais quand je vois de pauvres Polypores affublés de noms tels que *Bjerkandera*, *Chroogomphus* ou *Datronia*, mes scrupules s'envolent, et je me sens capable d'encombrer la mémoire des mycologues et tout au moins les tables de synonymies pendant quelques siècles.

Toutes ces fantaisies seraient sans grande importance, car ce qui compte, c'est l'espèce, et l'adjectif est seul à signifier quelque chose. Entendons nous bien : il y a des genres qui sautent aux yeux : une Amanite, une Russule, un Lactaire, voilà des notions claires et distinctes. Ce sont là des ensembles de formes qui présentent assez de caractères communs pour que la raison les unisse et les soumette à une fiche d'identité qui leur convienne à tous. Il y a d'autre part des genres plus hétérogènes, comme on dit dans notre patois, et je vois

Source : MNHN, Paris

bien que du côté des Omphales et des Clitocybes, il y aurait des choses à dire et à redire.

La difficulté véritable dans cette affaire n'est pas d'ordre botanique, mais philosophique. On crée des genres tant qu'on peut, et jamais encore personne n'a donné une définition de ce qu'est un genre en mycologie. TOURNEFORT, qui est l'inventeur de cette notion en phanérogamie, avertit les botanistes que les genres sont une commodité de classement, mais qu'il ne faut pas en multiplier le nombre inutilement, car on surchargerait la mémoire sans aucun profit. Cette notion est d'ailleurs si aléatoire que par exemple les anciens genres *Prunus, Amygdalus, Cerasus, Persica* et quelques autres sont tous redevenus, en attendant mieux, des *Prunus*. De même, tous les genres qui avaient été faits pour les rhodosporés à spores polyédriques ont tous été ramenés au genre *Rhodophyllus*, les anciens genres n'étant plus que des sous-genres ou des sections dont les limites sont bien mal assurées.

Et il semble que c'est sur les genres les plus incontestables que s'exerce la génogénose la plus débridée. Je songe aux Hygrophores. Ce n'était qu'un genre bien distinct, et sur lequel tout le monde pouvait s'entendre. Il avait ses sous-genres tout à fait commodes et suffisants. Or on ne sait même plus qui a décrété un jour que le genre *Hygrophorus* devenait la famille des Hygrophoracées, et que le genre *Hygrophorus* n'existait plus, mais qu'il était remplacé par *Limacium, Hygrocybe* et *Camarophyllus*. Personne n'a su pourquoi, et ce bouleversement inutile de toutes les habitudes a été adopté d'enthousiasme par les amateurs de nouveautés. Il y a probablement un snobisme de la nomenclature, et plus elle devient abstruse, plus elle plaît aux esprits, faut-il dire naïfs, ou tordus ?

Regardez les Bolets. Là les ravages sont encore plus remarquables. On les a démembrés avec passion, et les sous-genres d'autrefois sont devenus des genres nouveaux avec des noms plus ou moins horribles. Ce qui n'empêche que les Bolets, malgré leurs différences et les groupes qu'on peut former à l'intérieur de leur ensemble, présentent une telle affinité physique et surtout chimique, que les séparer est une simple vue de l'esprit. On aura beau faire, ce sont des Bolets, et rien que des Bolets.

Qu'on ne considère pas ces réflexions comme le parti-pris d'une cervelle rétrograde. Je conçois fort bien que du genre *Tricholoma* ancien on ait extrait les *Lyophyllum*, à cause des particularités physiques et chimiques qui leur appartiennent en propre, et les *Rhodopaxillus* (qu'on voudrait nous faire appeler *Lepista*) pour les mêmes raisons. Mais qu'on veuille élever au rang de genres les sous-genres d'un genre aussi homogène que les Cortinaires, c'est le comble de l'inutilité. Car à vouloir aller jusqu'au bout de ce système, il faudrait un jour ou l'autre élever au rang de genres toutes les subdivisions de chacun des genres actuellement proposés.

On me dit que c'est une nécessité si, quand on voyage, on veut se faire entendre, car le monde entier a adopté cette nouvelle nomenclature. Mais on peut tout aussi bien admettre que le monde entier a tort, comme on l'a déjà vu.

Source : MNHN, Paris

Tous ces noms nouveaux nous sont imposés comme les «Hitlerbefehl» après quoi il n'y a plus qu'à obéir les yeux fermés. Vous remarquerez de plus que ces fabricants de genres nouveaux ne nous disent jamais pourquoi ils les ont enfantés, ou bien ils s'en expliquent si mal qu'on n'y comprend rien et que leurs raisons nous échappent.

Les polypores ont été les victimes préférées de tous ces novateurs. BOURDOT qui les connaissait mieux que personne, y allait avec beaucoup de prudence, sachant bien que nous ne connaissons absolument pas le sens de détails que nous observons, et que nous interprétons sans doute de travers. La couleur d'une trame, la présence ou l'absence de cystides, la forme d'une spore, qui dira quelle en est l'importance réelle? Qui oserait dire que la nature a voulu départager ce que nous séparons si allègrement? On en arrivera bientôt, dans cet énorme ensemble des Polypores, à avoir autant de genres que d'espèces, et je ne vois pas que nous en serons plus riches. «Des mots, des mots, des mots. . .», et nous sommes ainsi faits que notre vanité se réjouit quand elle a donné un autre nom à des objets connus, même si ce nom n'est pas plus clair ni plus adéquat que l'ancien.

Si la Nature pouvait parler, il me semble qu'elle nous prendrait souvent pour de fichus imbéciles, nous qui prétendons lui ravir des secrets qui n'en sont peut-être pas, et qui voulons lui imposer un ordre auquel elle n'a jamais pensé. Il ne faut pas oublier que les champignons que nous avons sous les yeux ne sont qu'un moment fugace de leur existence, que des millions d'espèces peut-être ont disparu qui nous auraient permis de comprendre, et que des millions d'autres n'existent pas encore et naîtront peut-être quand il n'y aura plus personne pour s'en occuper.

Aussi la sagesse, me semble-t-il, serait de s'en tenir en fait de classification, uniquement à ce qui est assuré et évident, sans vouloir ajouter à la complexité de la nature celle qu'élaborent nos cerveaux en mal de nouveauté. Car ces nouveautés dont nous sommes si fiers, il se peut bien qu'une découverte de demain les réduise à néant et les jette au rebut de l'histoire.

Heureusement, au-delà de nos disputes, il y a toujours des champignons dans les prés et les bois, qui nous attendent, et qui seront bien contents que nous les nommions comme il nous plaît. Les noms des genres ne sont tout de même pas affaire de religion, et il n'y a pas encore de Grand Inquisiteur pour envoyer au bûcher ou dans une clinique psychiatrique ceux qui continuent à appeler les Bolets des Bolets, les Hygrophores des Hygrophores et les Cortinaires des Cortinaires. Car je serais déjà brûlé vif, ou paralysé dans une camisole de force. Et bien d'autres aussi, dont je me sens les frères en Descartes et en juste raison.

G. Becker.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ANALYSES BIBLIOGRAPHIQUES

G. RHEINHEIMER. – Aquatic microbiology. J. Wiley ed., 184 p., 72 fig., 1974.

Ceci est l'édition anglaise d'un ouvrage fondamental publié trois ans plus tôt sous le titre : *Mikrobiologie der Gewässer* (G. Fisher, Jena, 1971). L'objet en est explicité dès les premières lignes : «La microbiologie aquatique traite de la structure et du mode de vie des microorganismes dans les ruisseaux, les rivières, les lacs et les océans, et de leur rôle dans le recyclage des éléments chimiques de l'eau et des sédiments; elle inclut les interactions entre les microorganismes et les autres composants animaux et végétaux de la biocénose, ainsi que le comportement des formes terrestres en milieu aquatique». On notera que le terme «microorganismes» exclut conventionnellement les algues microscopiques, les protozoaires et autres animacules, pour s'attacher particulièrement aux organismes organohétérotrophes que sont les bactéries et les micromycètes, dont l'activité est complémentaire de celle du phytoplancton photosynthétique.

En dépit de cette limitation, le propos de l'auteur couvre un domaine immense; l'intérêt de l'ouvrage est qu'aucun des aspects fondamentaux de la microbiologie aquatique n'est éludé. De courts chapitres exposent de façon concise les connaissances actuelles sur les caractéristiques de l'environnement aquatique; sur la structure et les propriétés biologiques des bactéries et des champignons microscopiques, ainsi que leur répartition dans les milieux aquatiques et dans les sédiments; sur l'influence des facteurs physiques, chimiques et biologiques du milieu vis-à-vis des mircoorganismes. L'activité biochimique des bactéries et des micromycètes au sein des eaux est illustrée par les chapitres qui traitent de leur rôle dans la formation des sédiments et dans l'élaboration des ressources minérales du globe, ainsi que des problèmes liés à la pollution des eaux et à la biodégradation. L'auteur souligne enfin les incidences économiques de la présence des microorganismes en milieu aquatique et, en une courte page, invite à considérer les multiples taches qui sollicitent le chercheur dans la voie de la microbiologie aquatique.

Bien sûr, un ouvrage aussi concis, quoiqu'assorti de nombreuses références bibliographiques, ne saurait épuiser un aussi vaste sujet d'investigations. Mais l'information claire et précise qu'il offre aux étudiants, océanographes, biologistes, ingénieurs et autres spécialistes des eaux, vient à son heure, alors que le souci de la santé et du bien-être de l'humanité, autant que les nécessités économiques, attirent de plus en plus l'attention sur les ressources vitales du milieu aquatique. – J. N.

Source : MNHN, Paris

H. NIRENBERG. – Untersuchungen über die morphologische und biologische Differenzierung in der *Fusarium*-Sektion *Liseola*. *Mitt. Biolog. Bundesanstalt f. Land- und Forstwirts.* Berlin-Dahlem. 169 : 1-117, 1976.

Dans une revue récente (Variation and speciation in the *Fusaria*, in *Ann. Rev. Phytopath.* 13, 1975), TOUSSOUN et NELSON soulignent la confusion qui règne encore dans la présentation systématique du genre *Fusarium*. Selon les auteurs et leurs écoles, le nombre des taxa reconnus passe de 143 à 9, puis à une cinquantaine ou plus, enfin à 44 espèces et 7 variétés si on se réfère à la monographie de BOOTH (1971). Dans l'évolution des systèmes de classification, la section *Liseola* de Wollenweber était demeurée relativement stable, avec *Fusarium moniliforme* et ses variétés, et pas plus de 3 ou 4 espèces reçues, puis abandonnées, BOOTH ne reconnaissant plus que *F. moniliforme* Scheld. et sa variété *subglutinans* Woll. et Reink. A l'opposé, le traitement proposé ici par NIRENBERG découpe la série plus qu'elle ne l'a jamais été, en 7 espèces et 3 variétés. Cette position est acquise après examen de matériel d'herbiers et de nombreux isolements obtenus à partir de 40 genres différents de végétaux, ainsi que du sol. L'auteur prend en considération de multiples critères d'ordre cultural, morphologique, biométrique et physiologique, sans négliger les caractères propres aux ascospores lorsque la forme de reproduction sexuée est connue.

A ce propos, on notera que *F. moniliforme* se trouve dissocié de la forme ascosporée *Gibberella fujikuroi* (Saw.) Wollenw. H. NIRENBERG reconnait en effet deux espèces et une variété de *Gibberella* auxquelles se rapportent des *Fusarium* différents : *F. moniliforme*, dont la dénomination cède le pas à *F. verticillioides* (Sacc.) Nir. comb. nov. (≡ *Oospora verticillioides* Sacc.), a pour forme ascosporée *G. moniliforme* Wineland; la forme conidienne de *G. fujikuroi* prend le nom de *F. fujikuroi* Nir. sp. nov.; enfin à la var. *subglutinans* Edwards de ce *G. fujikuroi* correspond un *F. sacchari* (Butl.) W. Gams var. *subglutinans* (Woll. et Reink.) Nir. comb. nov., qui recouvre une partie seulement du *F. moniliforme* var. *subglutinans* de Wollenweber et Reinking. Parmi les introductions nouvelles, citons le *F. annulatum* Bugnicourt 1952, jusqu'ici ignoré des auteurs de monographies, et le *F. (Cephalosporium) proliferatum* (Matsushima) Nir. comb. nov.; le *F. anthophilum* (A. Braun) Woll. retrouve son rang d'espèce, mais se répartit sous une double identité : *F. anthophilum* et *F. succisae* (Schröt.) Sacc.

L'évolution des conceptions sur la série de *F. moniliforme* depuis les publications de Wollenweber est fort heureusement résumée dans un tableau comparatif; il n'apparait cependant pas très aisé de reconnaitre et d'apprécier les équivalences. Les mycologues qui jugeraient trop larges les coupures proposées par BOOTH seront peut-être tentés d'expérimenter le système de NIRENBERG; seuls l'usage et le consensus des spécialistes diront s'il est vraiment maniable et s'il peut définir des taxa stables et caractéristiques à l'intérieur de la section *Liseola*. Sans pessimisme excessif, on peut penser que la remarquable plasticité des *Fusarium* d'une part, les objectifs différents des phytopathologistes et des systématiciens d'autre part, feront longtemps obstacle à l'élaboration d'un système de classification qui satisfasse pleinement les mycologues confrontés

Source : MNHN, Paris

à ce groupe. – J. N.

G. J. SAMUELS – A revision of the fungi formerly classified as *Nectria* subgenus *Hyphonectria*. Mem. New York Bot. Gard. 26 : 1-126, 1976.

Le genre *Nectria*, riche de plusieurs centaines d'espèces, n'a pas, jusqu'à ce jour, fait l'objet d'une monographie exhaustive. G. J. SAMUELS a entrepris l'immense tâche de recenser tous les binômes qui se rapportent à cette dénomination générique, dans le but de fournir une clé de toutes les espèces acceptées, avec leur description révisée, une illustration convenable, et l'identité des formes conidiennes qui leur sont éventuellement associées.

Le présent mémoire est la première contribution de l'auteur à ce projet, et traite des espèces classées par SACCARDO dans le sous-genre *Hyphonectria* (*Sylloge* 2, 1883), élevé au rang de genre par PETCH (1937). En 1899, le *Sylloge* (vol. 14) en recensait 51 espèces; mais il semble que, dès l'abord, le concept d'*Hyphonectria* ait manqué de rigueur puisque, des 9 dénominations originales, 2 se rapportent en réalité à des *Hypomyces* et 5 autres s'appliquent à *Nectria peziza* ou à une espèce très proche. De plus, la présence d'un subiculum, qui établit pour Saccardo la distinction entre les *Hyphonectria* et les autres sections du genre, n'apparait pas suffisamment caractéristique, et l'auteur considère que cette division n'est «ni naturelle, ni utile»; en conséquence, la coupure «*Hyphonectria*» doit disparaitre de la nomenclature.

Par contre, toutes les espèces du groupe ne prennent pas rang parmi les *Nectria*; plusieurs, décrites et figurées ici sous *Ciliomyces*, *Herpotrichia*, *Hypomyces*, avaient antérieurement été transférées dans ces genres. Quant aux autres, SAMUELS reconnait et retient parmi les *Nectria* 25 des *Hyphonectria* sensu Saccardo; dix-neuf d'entre elles peuvent être classées en huit groupes autour d'une espèce caractéristique, les six autres ne présentant pas d'affinités précises. En outre, dix autres espèces de *Nectria* qui n'étaient pas incluses dans le sous-genre apparaissent assez proches des précédentes pour que l'auteur les joigne à son étude.

Au total, c'est donc 35 espèces de *Nectria* qui sont ici redécrites et figurées, avec une clé basée sur les dimensions des ascospores, les caractères des périthèces et l'habitat. Un index des noms de genres et d'espèces, la liste alphabétique des hôtes ou des substrats, ainsi qu'une abondante bibliographie complètent ce travail qui offre une documentation claire et précise sur un groupe important et difficile d'Hypocreales. – J. N.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TABLE DU TOME QUARANTE

TRAVAUX ORIGINAUX

page

BATCHO M., DUBOIS J. et ZAMBETTAKIS Ch. — La conjugaison in vitro chez l'*Ustilago violacea* (Pers.) Rouss. : Modalités, influence des facteurs externes et développement des filaments mycéliens 141

BALAZUC J. — Quelques cas tératologiques observés chez les Laboulbéniales (Ascomycètes) 51

BELLEMERE A. et MELENDEZ-HOWELL L.M. — Étude ultrastructurale comparée de l'ornementation externe de la paroi des ascospores de deux Pézizales : *Peziza fortini* n. sp., récoltée au Mexique, et *Aleuria aurantia* (Oed. ex Fr.) Fuck. 3

BERTAULT R. — *Typhula ilicis* Bertault 39

BOMPEIX G. — voir KHARE K. B.

BOURGEOIS M. — voir VEGH I.

CAHAGNIER B. — voir CARANTINO S. et CHARPENTIÉ M. J.

CAILLEUX R. et DIOP A. — Recherches préliminaires sur la fructification en culture des *Pleurotus eryngii* (Fr. ex D.C.) Quélet 365

CARANTINO S., POISSON J., CAHAGNIER B. — La microflore des graines de féverole : son évolution au cours d'essais de stockage en fonction des conditions hydriques réalisées 123

CHARPENTIÉ M. J. — Action d'une protéase extraite de *Steptomyces fradiae* sur la microflore de différents substrats naturels 21

CHARPENTIÉ M. J., POISSON J. et CAHAGNIER B. — Évolution de la microflore du pois en fonction des conditions de stockage 401

DENNIS R. W.G. — *Leucopaxillus rhodoleucus* in England 177

DIOP A. — voir CAILLEUX R.

DIROL D. — Étude in vitro de la colonisation et de la dégradation du bois de Hêtre par *Coriolus versicolor* (L.) Quélet 295

DONADINI J.C. — Le genre *Pulparia* Karsten en France. Espèces nouvelles ou critiques 255

DUBOIS J. — voir BATCHO M.

FAYRET J. et PARGUEY-LEDUC A. — Thermo-inhibition du développement du sporophyte au cours de la maturation des périthèces de *Gnomonia leptostyla* (Fr.) Ces. de Not. 245

KHARE K. B. et BOMPEIX G. — Activités protéolytiques de *Sclerotinia sclerotiorum* et *S. minor* : rôle possible lors de la pathogenèse 65

KILBERTUS G. — voir SOKOLSKI S.

LE BARS J. — Mycoflore des fourrages secs : croissance et développement des espèces selon les conditions hydrothermiques de conservation 347

LECTARD P. — Microflore et mycoécologie des stations halophiles de Lorraine. II. Évaluation et répartition quantitative de la mycoflore 389

LOCQUIN-LINARD M. — voir PARGUEY-LEDUC A.

MALHOTRA G. et MUKERJI K. G. — Fungi of Delhi. XXIX. Three new species of *Chaetomium* from decaying wood. 179

Source : MNHN, Paris

MANACHERE G. — Substances produites par les carpophores mûrs de *Coprinus congregatus* et régularisation du rythme de fructification du champignon; délais nécessaires à leur libération 329

MELENDEZ-HOWELL L. M. — Recherches préliminaires sur la germination des spores de Discomycètes 117

MELENDEZ-HOWELL L. M. — voir BELLEMERE A.

MOREAU C. — Variation de la pollution fongique des arachides et de leurs tourteaux, de la récolte à la consommation. 97

MUKERJI K. G. — voir MALHOTRA G.

PARGUEY-LEDUC A. et LOCQUIN-LINARD M. — L'ontogénie et la structure des périthèces de *Faurelina fimigenes* Locquin-Linard 161

PARGUEY-LEDUC A. — voir FAYRET J.

PICHE Y. — voir SOKOLSKI S.

POISSON J. — voir CARANTINO S. et CHARPENTIÉ M. J.

REISINGER O. — voir SOKOLSKI S.

ROMAGNESI H. — *Nematoloma ericaceum* (Pers. ex Fr.) Singer (nec Kühner-Romagnesi) 341

ROQUEBERT M. F. — Données récentes sur l'ontogénie des phialospores. 417

SINGER R. — Amparoinaceae and Montagneaceae 57

SOKOLSKI S., PICHE Y., REISINGER O. et KILBERTUS G. — Décomposition des spores de *Coprinus atramentarius* Bull. ex Fries enfouies dans le sol. Étude ultrastructurale 43

TIRILLY Y. — Variations sectorielles chez le *Phialophora cinerescens*. 209

VEGH I. et BOURGEOIS M. — *Sphaceloma coryli*, spec. nov. sur Noisetier (*Corylus avellana* L.) 273

WATLING R. — Observations on the Bolbitiaceae XV. The taxonomic position of those species of *Conocybe* possessing ornamented basidiospores 31

YEN J. M. — Les Urédinées de Côte d'Ivoire. II. 283

ZAMBETTAKIS Ch. — voir BATCHO M.

TRAVAUX ET CHRONIQUES

BECKER G.

- Un vieux livre oublié 85
- De la nécessité de l'hérésie. 203
- Les champignons, un univers parallèle 317
- La Génogénose 429

JOLY P.

- Les champignons vénéneux 185

JOSSERAND M.

- Le commandant Lignier, peintre de champignons 89

Commission paritaire n° 58611 22 novembre 1976

Dépôt légal : n° 613 - Février 1977 - Imp. Vial, 91410 Dourdan

Source : MNHN, Paris

ABONNEMENT TOME 41 (1977)

France. . . . . 90 F
Étranger. . . . . .115 F

PRIX DES TOMES 1 (1936) à 40 (1976)

CHAQUE TOME

France. . . . . 95 F
Étranger. . . . . .115 F
Collection complète. . . . . réduction de 20% par tome.
(Seuls certains fascicules peuvent être vendus séparément au prix de 23 F et étranger 28 F.)

MÉMOIRES HORS-SÉRIE DISPONIBLES

N° 1 (1938). Les Truffes, par G. Malençon. Reproduction xéro-. graphique (1970). 92 p., pl. et fig. : 20 F.

N° 2 (1942). Les matières colorantes des champignons, par I. Pastac. 88 pages : 15 F.

N° 3 (1943). Les constituants de la membrane chez les champignons par R. Ulrich. 44 pages : 15 F.

N° 6 (1958). Essai biotaxonomique sur les Hydnés résupinés et les Corticiés par J. Boidin. 390 pages, pl. et fig. : 70 F.

N° 7 (1959). Les champignons et nous (Chroniques) (II), par G. Becker. 94 pages : 25 F.

N° 8 (1966). Catalogue de la Mycothèque de la Chaire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle. (I) Micromycètes, Macromycètes (première partie). 68 pages : 25 F.

N° 9 (1967). Table des Matières (1936-1965) 85 p. 20 F. - (1966-1975) 40 p. 10 F.

N° 10 (1969). Le genre Panaeolus. Essai taxinomique et physiologique, par G.-M. Ola'h. 273 pages, pl. et fig. : 75 F.

FLORE MYCOLOGIQUE DE MADAGASCAR ET DÉPENDANCES,
publiée sous la direction de M. Roger HEIM.

Tome I. Les Lactario-Russulés, par Roger HEIM (1938) *(épuisé)*.

Tome II. Les Rhodophylles, par H. Romagnesi (1941), 164 pages, 46 fig. : 60 F.

Tome III. Les Mycènes, par Georges Métrod (1949). 144 pages, 88 fig. : 60 F.

Tome IV. Les Discomycètes, par Marcelle Le Gal (1953). 465 pages, 172 fig. : 90 F.

Tome V. Les Urédinées, par Gilbert Bouriquet et J. P. Bassino (1965). 180 pages, 97 fig., 4 pl. hors-texte : 60 F.

Réglements :

- *par virement postal au nom de la Revue de Mycologie, 12, rue de Buffon, 75005 PARIS, C.C.P. PARIS 6 193 02;*
- *par chèque bancaire également établi au nom de la Revue.*

Source : MNHN, Paris